

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES,

PAR

M. MAURICE CAULLERY,

AGRÉGÉ-PRÉPARATEUR A L'ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE.

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE DES ASCIDIES COMPOSÉES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 22 juin 1895, devant la Commission
d'examen.

MM. G. BONNIER, *Président*

MUNIER-CHALMAS,

GIARD,

} *Examineurs.*

LILLE,
IMPRIMERIE L. DANIEL,

1895.

Série A, n° 234.

N° D'ORDRE

853

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES,

PAR

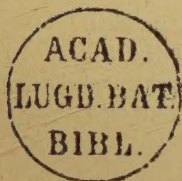
M. MAURICE CAULLERY,

AGRÉGÉ - PRÉPARATEUR A L'ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE.

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE DES ASCIDIES COMPOSÉES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 29 juin 1895, devant la Commission
d'examen.



MM. G. BONNIER, *Président*

MUNIER-CHALMAS,
GIARD,

} *Examineurs.*

LILLE,
IMPRIMERIE L. DANIEL,

1895.

ACADEMIE DE PARIS.

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS.

MM.

Doyen.....	DARBOUX, professeur..	Géométrie supérieure.
Professeur honoraire..	PASTEUR.	
	DE LACAZE-DUTHIERS.	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	HERMITE	Algèbre supérieure.
	TROOST	Chimie.
	FRIEDEL	Chimie organique.
	TISSERAND.....	Astronomie.
	LIPPMANN.....	Physique.
	HAUTEFEUILLE	Minéralogie.
	BOUTY	Physique.
	APPELL	Mécanique rationnelle.
Professeurs	DUCLAUX.....	Chimie biologique.
	BOUSSINESQ.....	Mécanique physique et expérimentale.
	PICARD.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
	POINCARÉ.....	Calcul des probabilités, Physique mathématique.
	Y. DELAGE	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	G. BONNIER.....	Botanique.
	DASTRE	Physiologie.
	DITTE	Chimie.
	MUNIER-CHALMAS.....	Géologie.
	GIARD	Zoologie, Évolution des êtres organisés.
	WOLF.....	Astronomie.
	CHATIN	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	JOLY	Chimie.
Professeurs adjoints...	PELLAT.....	Physique.
	KËNIGS.....	Cinématique.
	PAINLEVÉ.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
Secrétaire.....	FOUSSEREAU.	

A MONSIEUR A. GIARD

CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE DES ASCIDIES COMPOSÉES

PAR

MAURICE CAULLERY,

Agrégé-préparateur à l'École Normale Supérieure

Planches I à VII.

INTRODUCTION.

La découverte par KOVALEVSKY des affinités des Vertébrés et des Tuniciers a été l'une des causes qui ont multiplié depuis trente ans les recherches sur ce dernier groupe, dont les formes sont peu nombreuses, et qui a été l'objet de tant de travaux. D'autre part, les Tuniciers offrent de nombreux exemples de phénomènes qui comptent parmi les plus importants pour la biologie générale ; tels sont le bourgeonnement et la métagénèse ; le fait qu'une semblable plasticité d'organisation se rencontre chez des êtres auxquels l'embryogénie a assigné une place très avancée dans l'évolution, a déterminé nombre d'autres recherches ; grâce à elles, nous connaissons aujourd'hui avec détails la blastogénèse, ses divers types, leurs relations mutuelles.

Et ces sujets ont tenté successivement beaucoup des zoologistes les plus considérables de notre époque. Les noms de HUXLEY, KOVALEVSKY, LACAZE-DUTHIERS, GIARD, ED. VAN BENEDEN, JULIN, SALENSKY, BROOKS, ULJANIN, HERDMAN, etc., pour ne citer que ceux qui ont consacré de longs et nombreux mémoires aux questions

que soulève l'étude de ces êtres, laissent supposer assez combien et comment le groupe a été fouillé. Comme les problèmes se transforment, à mesure que nous les pénétrons, jamais un sujet n'est épuisé; d'une part, à côté des questions dont l'étude a été si ardemment poursuivie, il en est d'autres qui ont été négligées; de l'autre, sur les points où les travaux se sont accumulés, les divergences ont apparu et la réduction de celles-ci devient une condition nécessaire d'un progrès nouveau.

C'est à ces deux considérations que répond le présent travail. Contribuer à préciser certains aspects négligés de l'étude des Tuniciers; contribuer aussi à établir une interprétation sûre de faits discutés.

J'ai été amené à ces recherches et je les ai commencées par l'étude de l'hivernage des ascidies composées; l'éthologie des animaux, et en particulier des Tuniciers, est du nombre de ces problèmes qui ont été souvent laissés de côté en présence des résultats importants qu'offraient la morphologie et l'embryogénie. Les modifications des cormus de certaines ascidies composées, au moment de l'hiver, ont été pour la première fois signalées par GIARD. Il a posé nettement le problème qui depuis a peu avancé; je m'étais proposé de contribuer à en préciser la solution.

Elle comportait l'étude de la régression d'individus, à l'intérieur des cormus, c'est-à-dire de phénomènes d'histolyse, qui, eux aussi, ont été assez négligés, sans être cependant totalement laissés de côté, et j'ai été conduit par l'étude de l'hivernage à en examiner quelques cas particuliers, en relation directe ou indirecte avec le problème dont j'étais parti.

Parmi les circonstances où j'ai ainsi cherché à analyser les processus de l'histolyse, il en est une dont l'existence avait aussi été signalée par GIARD (34) ⁽¹⁾. Il avait été amené à couper la partie terminale des cormus de *Morchellium Argus*, renfermant le thorax et l'abdomen des individus, et avait conclu de ses observations: 1° qu'il y avait régénération des ascidiozoïdes mutilés; 2° qu'il y avait dégénérescence des produits génitaux situés dans le post abdomen. Je cite le passage où il a brièvement signalé ce dernier fait (p. 68): « les cellules de l'ovaire, au lieu de se transformer en ovules,

(1) Les numéros en caractères gras renvoient à l'index bibliographique, page 137.

» subissent une dégénérescence graisseuse. Il y a une véritable nécro-
» biose, et toute la masse n'est bientôt plus constituée que par de
» petits amas polyédriques d'une substance granuleuse, qui à la lumière
» réfléchie présente une belle teinte orangée, tandis qu'elle est d'un
» brun verdâtre à la lumière transmise. C'est aux dépens de cette
» réserve d'éléments granulo-grasieux que s'effectue la régéné-
» ration des parties détruites ». Ces derniers phénomènes ne pouvaient
être que soupçonnés avec les méthodes de l'époque, et il était indiqué
d'en reprendre l'étude.

De même, sur la régénération des individus, que nous rencontrons
ici sur notre route, GIARD a donné des indications excellentes,
mais auxquelles les ressources actuelles permettent d'ajouter;
je l'ai fait, suivant le vœu que GIARD formulait lui-même dans ses
recherches. D'ailleurs, dans tous les groupes du règne animal, la
régénération a été l'objet de nombreux travaux au cours de ces
dernières années. Elle est particulièrement importante dans les cas
où, comme chez les Tuniciers, existe la blastogénèse. Le détermini-
sme des deux phénomènes est analogue; l'un et l'autre sont la
reconstitution d'organes ou d'individus entiers, aux dépens d'un
groupe d'éléments cellulaires qui étaient en apparence complètement
et définitivement différenciés. La comparaison de la régénération et
de la blastogénèse s'impose donc.

Cette dernière est, comme je le disais au début, un des processus sur
lesquels ont été particulièrement accumulés les travaux. Elle est main-
tenant connue dans son ensemble, mais il reste des divergences, sur
lesquelles les discussions sont ouvertes. Quelques-unes d'entre elles
concernent des détails, si on considère les faits anatomiques en eux-
mêmes; en réalité, elles portent sur les questions les plus générales.

En présence des contradictions existantes, j'étais obligé, pour
l'étude de la régénération, de me faire une opinion personnelle sur
plusieurs de ces points; l'ayant fondée sur des recherches directes,
j'ai pensé qu'il ne serait pas inutile d'apporter mon témoignage sur
ces faits controversés.

Le présent travail comprend donc deux parties: dans la première,
j'étudie d'abord l'hivernage, puis un certain nombre de phéno-
mènes d'histolyse; dans la seconde, j'ai cherché à élucider quelques
questions de morphologie et d'embryologie, en même temps que
j'étudiais un problème morphologique connexe, la régénération.

J'ajouterai un mot relatif aux méthodes employées. Mes observations ont été faites sur le vivant et sur des matériaux conservés. Pour préparer ces derniers, je me suis très bien trouvé de l'emploi du chlorhydrate de cocaïne, pour anesthésier les animaux. Il suffit de verser, comme l'indique LAHILLE, quelques gouttes d'une solution à 5 % dans l'eau (30^{cc}. environ) renfermant les cormus épanouis, et de laisser agir quelques minutes. Les ascidiozoïdes sont tués ensuite à l'état d'entier étalement. Suivant l'exemple et les conseils de M. JULIN, j'ai eu recours pour la fixation, surtout à l'acide acétique cristallisable et au liquide de FLEMING ; les colorations ont été faites au carmin boraté de GRENACHER ou à l'hématéine à l'alun de P. MAYER, à la safranine, dans le cas de matériaux fixés aux liquides osmiques ; la paraffine et la celloïdine ont été employées pour les inclusions.

Les matériaux de ces études ont été recueillis au laboratoire de Wimereux (Pas-de-Calais). Les recherches y ont été faites en partie, et en partie au laboratoire de zoologie de l'École Normale Supérieure : j'y ai trouvé l'hospitalité et la direction de mes maîtres MM. GIARD et HOUSSAY, à qui j'adresse l'expression de ma vive reconnaissance. Les recherches de M. GIARD sur les Synascidies m'ont suggéré bien des problèmes à résoudre, dont j'espère continuer l'étude ultérieurement ; la grande part qu'il a eue dans mon éducation zoologique, la bienveillance de ses conseils, l'autorité de ses travaux sur les Tuniciers, me font un devoir de lui dédier cette thèse et je suis heureux de m'en acquitter.

Je tiens à remercier aussi MM. JULES BONNIER, directeur-adjoint de la Station zoologique de Wimereux et E. CANU, directeur de la Station aquicole de Boulogne-sur-Mer, pour leur aimable accueil et l'aide qu'ils m'ont procurée dans la recherche des matériaux.

Enfin, j'adresse l'expression de ma gratitude au Conseil Municipal de Paris, qui m'a accordé une subvention au début de ces études.

PREMIERE PARTIE

CHAPITRE I.

LISTE DES ASCIDIES COMPOSÉES DU BOULONNAIS.

Je crois utile de donner ici la liste des ascidies composées que l'on rencontre entre Boulogne et le cap Griz-Nez. Les points que j'ai surtout explorés, sont les rochers du port en eau profonde de Boulogne, la pointe de la Crèche, la Tour de Croy, la pointe aux Oies, Audresselles et le cap Gris-Nez.

Toutes les espèces étaient d'ailleurs plus ou moins connues des naturalistes qui ont fréquenté le laboratoire de Wimereux; cependant leur liste n'a jamais été publiée, et leur détermination avait parfois besoin d'être précisée. Aussi bien, est-il avantageux de fixer, une fois pour toutes, la synonymie des formes dont j'aurai à parler ensuite.

Je n'ai exploré que les parties découvrant à mer basse; il est cependant probable que la liste que je donne ne s'allongerait que fort peu par les résultats de dragages; ceux-ci ne fournissant guère de Synascidies. Un des caractères de la faune ascidiologique du Boulonnais est que les diverses espèces ne sont jamais fixées sur des végétaux; on les trouve toujours sur les pierres et les rochers et de préférence à la face inférieure. Tout au plus, les crampons qui forment la base des grandes frondes de laminaires sont-ils parfois recouverts par des *Diplosoma* ou des *Leptoclinum*.

J'arrive à l'énumération des diverses formes. En ce qui regarde leur classification, j'admets d'une manière générale, les divisions de LAHILLE (63).

Fam. DIDEMNIADÆ.

Je fais rentrer dans cette famille les mêmes genres que LAHILLE; c'est-à-dire que j'y comprends les *Diplosomidae*, dont quelques auteurs font un groupe distinct. A la vérité, le genre *Diplosoma*, par

sa blastogénèse embryonnaire et quelques caractères anatomiques, occupe une place nettement distincte; mais l'uniformité de la blastogénèse dans tout le groupe, en fait un ensemble qui a une unité véritable.

Les représentants de cette famille dans le Boulonnais sont les suivants :

G. *Diplosoma* MAC-DONALD (1).

1. *Diplosoma spongiforme*, GIARD (34).

Syn. *Astellium spongiforme*, GIARD (34).

Je n'ai pas trouvé moi-même cette forme, mais elle a été abondante pendant un certain nombre d'années, ainsi que l'a constaté GIARD ; pendant ces dernières saisons, il m'a été impossible d'en rencontrer un cormus ; ces variations dans la fréquence d'une espèce ne sont pas isolées ; *Molgula socialis* Ald., après avoir été des plus communes, avait à peu près disparu en 1892 et 1893 ; elle formait en 1894 des tapis ininterrompus sur de vastes surfaces.

2. *Diplosoma gelatinosum* M. EDW. (77).

Syn. *Diplosoma Listeri*, LAH. (63)

Astellium gelatinosum, GIARD (39).

LAHILLE (63) a reconstitué la synonymie de cette espèce et j'admets ses identifications ; je me contente de renvoyer à son mémoire ; mais pourquoi a-t-il donné à cette ascidie un nom nouveau ? Sans doute, elle a été observée et bien figurée par LISTER (66) qui s'est contenté de la désigner par le nom de *Polyclinum* ; mais c'est MILNE EDWARDS (77) qui l'a véritablement décrite, qui a reconnu ses affinités, et l'a nommée *Didemnum gelatinosum*. Le genre *Didemnum* ayant pris depuis un sens différent, il me paraît logique d'appeler cette espèce *Diplosoma gelatinosum*, et non de la baptiser à nouveau.

(1) MAC-DONALD. — On the anat. charact. of a remark. Comp. Tun. — *Linn. Soc. Trans.*, T. 22 ; 1859.

Le Boulonnais en possède deux variétés qui me semblent identiques aux variétés A et C (*D. gelatinosum Listeri* et *D. Köchlerianum Listeri*) de LAHILLE. Cette dernière est caractérisée par l'apparition d'un pigment brun noir, qui se dépose, sous forme de nombreux granules, dans les cellules ectodermiques (fig. 79) ; ce pigment est développé surtout au niveau des viscères. En cherchant quelque peu, on trouve toutes les transitions entre les deux formes. Ce pigment est insoluble dans l'acide acétique, dans l'alcool et les dissolvants de la paraffine ; on le retrouve intact sur les coupes. Il se développe d'ailleurs dans d'autres Synascidies telles que les *Didemnum*.

G. *Leptoclinum* M. EDW. (77).

- 3. *L. gelatinosum*, GIARD (34).
- 4. *L. maculatum*, M. EDW. (77).
- 5. *L. fulgidum*, M. EDW. (77).
- 6. *L. durum*, M. EDW. (77).

Ces deux derniers, particulièrement communs à Audresselles. Je n'ai pas de remarques spéciales à faire sur ces espèces.

Fam. DISTOMIADÆ.

G. *Distaplia* DELLA VALLE (26).

7. *Distaplia rosea*, DELLA VALLE (26).

Je rapporte à cette espèce, comme l'a fait GIARD (39), une ascidie composée que l'on trouve assez communément aux limites des parties découvertes pendant les grandes marées. Elle est abondante, surtout à la pointe aux Oies, à Audresselles et dans le port en eau profonde de Boulogne (Roches Bernard). Je l'ai trouvée également au cap Gris-Nez.

L'anatomie du genre *Distaplia* ayant été soigneusement décrite par DELLA VALLE (26) et LAHILLE (63), je ne fais ici que quelques remarques à l'appui de la détermination.

Les cornus sont sessiles, aplatis, fixés à la face inférieure des pierres, en des points ne découvrant qu'exceptionnellement; ils peuvent atteindre une surface de 12 à 20^{cm}; leur épaisseur est de 6 à 8^{mm}.; leur couleur fraise écrasée. La tunique est composée de cellules vacuolaires (fig. 17 *a*) formant une mince couche périphérique, solide, au dessous de laquelle elles sont simplement juxtaposées, dans une masse semi-fluide. On observe deux catégories d'éléments pigmentés: les uns, (fig. 17 *e*), sphériques, où le pigment est formé de granules solides d'un blanc rosé, opaques; ces granules sont insolubles dans les réactifs fixateurs et conservateurs (v. infra); les autres (fig. 17 *d*) également sphériques, mais où le pigment est dissous et de couleur brune; de plus il est soluble dans l'alcool.

Les cornus sont souvent lobés; un même lobe renferme plusieurs cœnobies. Les individus adultes mesurent 3-4^{mm}; l'orifice buccal présente 6 lobes et 12 tentacules (6 grands et 6 petits, alternant régulièrement); il y a une languette anale bien développée; la branchie offre 4 rangées de trémas, chacune pourvue en son milieu d'un sinus transversal; l'œsophage est tordu; l'estomac jaunâtre, lisse à l'extérieur, mamelonné à l'intérieur; la glande pylorique se ramifie sur le rectum, en tubes dont les terminaisons ne présentent pas d'ampoules. L'ovaire et le testicule sont simultanément développés.

Ces caractères sont bien ceux de *D. rosea*, tels que les donnent DELLA VALLE et LAHILLE. Les seules différences sont: 1^o que les cornus de l'espèce de Wimereux sont toujours sessiles; 2^o qu'il y a un pigment brun dissous, que les deux auteurs disent ne pas exister.

Ces différences me paraissent insuffisantes pour créer une espèce nouvelle.

La première peut tenir à des conditions d'habitat. Beaucoup d'autres ascidies composées nous offrent de semblables exemples, et on a trop souvent fondé sur cette simple considération des espèces nouvelles; la seconde serait plus importante, en présence de l'affirmation des auteurs; mais ce qu'ils disent des pigments de *D. magnilarva* et *D. rosea* est peu précis; ils ne parlent pas de la nature de ces pigments; il est donc difficile de fonder des conclusions nettes sur cette différence; je n'ai pas vu non plus de raisons suffisantes pour rattacher cette forme à *D. lubrica* VON DRASCHE (28)

G. *Clavelina*, SAV. (1).

8. *Clavelina lepadiformis* O. F. MÜLLER (2).

On trouve à Wimereux les deux formes à pigment jaune soufre et à pigment blanc (var. *Rissoana*).

Fam. POLYCLINIADÆ.

G. *Glossophorum*, LAH. (63).

9. *Glossophorum luteum*, GIARD (35).

Syn. *Polyclinum luteum* GIARD (35).

Polyclinum succineum ? ALD. (3)

Cormus de couleur ambrée, formant des tubercules légèrement pédonculés ; concrescence fréquente entre les divers systèmes : dans les cormus âgés, les cœnobies sont composées ; ces cormus agglutinent parfois le sable, surtout sur les faces latérales du pédoncule ; les individus adultes mesurent 5-8 mm. en moyenne ; tube buccal assez développé avec six lobes aigus ; 48 tentacules péribucaux en général, et quelquefois davantage ; languette anale longue et à bord lobé ; 15 rangées de trémas en moyenne ; les lames séparant les rangées de trémas, sont pourvues de papilles. Les autres caractères comme dans les autres *Glossophorum*.

Cette espèce n'a été signalée que par GIARD (35) ; elle est très voisine de *Glossophorum sabulosum* GIARD, dont elle n'est peut-être qu'une variété moins agglutinante. LAHILLE, qui a étudié *Gl. sabulosum* avec grand soin, déclare que chez les individus les plus développés, il y a au plus 32 tentacules buccaux. Ce nombre est toujours dépassé dans *Gl. luteum*.

Au point de vue de la coloration, *Gl. luteum* présente deux variétés, l'une couleur d'ambre, l'autre presque blanche. Il n'y a pas de différences dans l'anatomie des individus.

(1) SAVIGNY. — Mémoire sur les animaux sans vertèbres. II. 1816.

(2) O. F. MÜLLER. Zool. Dan. Prodrömus. 1776.

(3) ALDER. — Observ. on the Brit. Tunic. etc... — *Ann. a. Mag. of nat. hist.* (3), T. 11, 1863.

Cette ascidie est fréquemment recouverte par des *Leptoclinum* et notamment par *L. maculatum*. La réaction de *Glossophorum* est très nette; le recouvrement ne s'étend guère que sur la partie pédonculaire et le bord de la face supérieure; il se produit, au fur et à mesure, une croissance de la tunique qui peut former ainsi une région épaisse et vaste sans individus.

Les dragages donneraient une forme, voisine de la précédente, dont les cormus seraient plus gros, les cœnobies moins compliquées, la teinte légèrement différente; ces colonies renfermeraient un copépode parasite spécial (*Enterocola Betencourti* au lieu de *E. fulgens*) d'après CANU (16). Je n'ai malheureusement pas eu d'échantillons de cette forme; mais je crois que les différences signalées avec *Glossophorum luteum* ne tiennent qu'à l'habitat; et je serais tenté provisoirement de la rapporter à cette même espèce.

G. Circinalium, GIARD (34).

10. *Circinalium conrescens*, GIARD (34).

Il est extrêmement commun. Son polymorphisme n'est pas aussi accusé qu'en Bretagne; on ne trouve guère que la variété *fœderatum*, GIARD (p. 64).

GIARD signale que, chez les individus âgés, le pourtour de l'orifice buccal est teinté de blanc. Cela s'observe en effet fréquemment à la fin de la saison et aussi, au moment des fortes marées, sur les cormus qui ont été longtemps émergés. L'accumulation de cellules pigmentaires, au voisinage des siphons, paraît, dans les deux cas, résulter simplement d'une altération de la circulation, dans l'ensemble de la branchie. Cette altération survient quand l'individu est, près de bourgeonner, à la fin de l'été, ou quand il est depuis plusieurs heures hors de l'eau.

G. Morchellium, GIARD (34).

11. *Morchellium Argus* M. EDW. (77).

Cette ascidie est également très abondante sur les côtes du Boulonnais; ses cormus sont très volumineux et tout pètrés de grains de sable. Ils sont très polymorphes. Ceux que l'on trouve sous les

pierres sont aplatis ; ceux qui pendent à la face inférieure des rochers sont au contraire hautement pédonculés. Elle présente deux variétés bien distinctes, l'une franchement rouge, l'autre de couleur rose. Il n'y a aucune différence anatomique entre les individus, dans les deux cas.

G. *Parascidia* M. EDW. (1).

12. *Parascidia* Giardi n. sp.

Je crée cette espèce pour une ascidie composée qui a beaucoup de ressemblance avec *Amaroucium Nordmanni*, M. EDW., mais dont les lobes buccaux sont au nombre de 8. Or, le nombre de ces lobes est un des caractères les plus universellement adoptés pour faire des coupures dans le groupe compact des Aplousiens. GIARD, HERDMAN, LAHILLE l'ont successivement employé.

Diagnose.—Cormus polymorphes : *a*) sous les rochers, longuement pédonculés (pédoncule atteignant 4^{cm}) isolés, ou réunis en grosses touffes ; la tête des cormus rouge tachetée de jaune : *b*) sous les pierres, en plaques largement étalées de 1^{cm} de hauteur ; cœnobies oligozoïques et régulières, rappelant beaucoup celles de *A. Nordmanni*.

Individus présentant 8 lobes buccaux, tachetés de blanc à leur sommet ; pigment jaunâtre autour de l'orifice buccal et sous l'orifice atrial ; plus abondant sur les cormus depuis longtemps asséchés, ou vers la fin de la saison ; branchie pigmentée ; 8 ou 9 rangées de trémas (15 à 20 trémas par rangée) ; estomac cannelé (20 cannelures en moyenne) ; post abdomen plus long que le reste du corps.

Cette diagnose conduit au genre *Parascidia*, dans lequel aucune espèce n'a pu être identifiée à la précédente ; des espèces décrites c'est *Amaroucium Nordmanni* qu'elle rappelle le plus ; mais LAHILLE (63), qui a étudié *A. Nordmanni* avec soin, y spécifie expressément l'existence de six lobes buccaux.

Parascidia Giardi ne renferme jamais de sable ; *Morchellium Argus*, qui habite les mêmes localités, en est au contraire toujours pétrie. Il y a donc là autre chose qu'une question d'habitat ; néanmoins il serait dangereux de fonder des espèces sur la seule particularité de la présence ou de l'absence de sable dans les cormus, quand ceux-ci proviennent de localités différentes.

(1) Règne animal.

Parascidia Giardi est particulièrement abondante à la Pointe aux Oies. J'ai recueilli, au mois de septembre, un assez grand nombre de cormus, ayant l'aspect de *Parascidia Giardi* et tous ses caractères. Mais, de chaque côté de l'orifice cloacal, et au-dessus de lui, se trouvaient deux taches pigmentaires rougeâtres, presque confondues, rappelant les ocelles de *Morchellium Argus*.

Ce sont sans doute les cormus décrits par GIARD (35) sous le nom d'*Amaroucium punctum*; je serais porté à y voir seulement une modification automnale de *Parascidia*; sur de très nombreux cormus recueillis en juin et juillet, et examinés avec soin dans le but de rechercher cette disposition, je n'en n'ai plus trouvé un seul qui présentât ces taches ocellaires.

Fam. ASCIDIIDÆ.

G. Perophora WIEGM. (1).

13. *Perophora Listeri*, WIEGM.

Fam. BOTRYLLIDÆ.

G. Botryllus, GÄRTNER (2).

14. *Botryllus Schlosseri*, PALL. (3).

Très rare; dans la zone découvrant à peine aux grandes marées.

G. Botrylloïdes, M. EDW. (77).

15. *Botrylloïdes rubrum* M. EDW. (77).

Très abondant; les variétés franchement rouges [*c, d, e*, de Giard (34) pl. XXVII] sont les plus fréquentes:

Il présente ordinairement 8 tentacules, 4 grands et 4 petits; 12 rangées de fentes branchiales.

(1) WIEGMANN — Jahresb. — *Arch. für Naturg.* T. I; 1835.

(2) GÄRTNER — Ueber. n. Art. d. einfachen Ascidien — in PALLAS, *Spicil. Zool.* fasc. X; 1774.

(3) PALLAS — *Elenchus Zoophytorum*. 1766.

Botrylloïdes cyanescens, GIARD (39).

Couleur très claire, jaune pâle légèrement verdâtre ; les individus présentent 8 tentacules ; 12 rangées de fentes branchiales ; des amas de pigment verdâtre abondant sont régulièrement disposés de chaque côté de l'endostyle, entre les rangées de trémas.

Cette espèce a une forte odeur d'ail ; en captivité, elle ne tarde pas à devenir bleuâtre ; il en est de même quand elle est conservée dans l'alcool ; cette coloration est due à des cellules vésiculeuses (fig. 52) répandues dans toutes les régions de l'individu, et renfermant à leur intérieur, en nombre variable, des granules gris d'acier qui bleussent. La glande pylorique bleuit également.

17. Botrylloïdes boloniense, GIARD (39).

Cette espèce se distingue nettement des deux autres par sa coloration carmin sombre.

Parmi les parasites que présentent ces diverses Synascidies, je signalerai un Acinétien à bourgeons internes, appartenant probablement au genre *Trichophrya*, LACHMANN (62), et que l'on rencontre fréquemment à l'entrée de la chambre branchiale.

CHAPITRE II.

ÉTUDE DES PHÉNOMÈNES D'HIVERNAGE.

§ 1. — Historique.

Si, sur le littoral de la Manche, on étudie la faune ascidiologique aux différentes époques de l'année, on ne peut manquer d'être frappé des variations que présentent les ascidies composées ; très communes en été, elles sont rares et de petite taille en hiver ; elles renferment des embryons du mois de juin au début de septembre, tandis qu'aux autres époques, les organes génitaux sont plus ou moins rudimentaires.

Ces variations sont connues des naturalistes, mais c'est à peine si elles ont été notées dans l'ensemble ; les études sur les Tuniciers ayant été faites surtout avec des préoccupations taxonomiques, anatomiques ou embryogéniques, c'est pendant la belle saison, où ces animaux sont les plus nombreux et les plus beaux, qu'on les a à peu près exclusivement recueillis ; et, si leur étude biologique a été négligée dans nos mers, il en a été, à plus forte raison, de même dans les localités éloignées, où l'on n'a fait que des récoltes épisodiques au cours de voyages.

Le travail qui nous donne le plus de renseignements sur la biologie des ascidies composées est certainement celui de GIARD : *Recherches sur les Synascidies*. En même temps que l'auteur nous signalait pour la première fois de nombreux exemples de mimétisme, nous apportait de nombreuses observations sur l'influence de l'habitat, de la lumière, etc., il examinait comment varient l'aspect et la constitution des cormus aux diverses époques de l'année et annonçait le premier les phénomènes auxquels il donnait le nom d'hivernage.

Ainsi il dit de *Didemnum cereum* : « Dès les premiers jours » d'octobre, il prend la teinte ambrée du sucre d'orge, et l'on » voit apparaître à sa surface une foule de taches irrégulières d'un

» blanc mat.... ces taches sont dues à des agglomérations de
» spicules calcaires... Il y a évidemment, à cette époque de l'année,
» une exagération de la faculté calcigène, une sorte de pétrification
» du cornus. Chez les *Aplidium* et spécialement chez les *Amarou-*
» *cium Argus, densum* et *Nordmanni*, l'hivernage se fait dans des
» conditions plus curieuses encore ; les animalcules de la colonie
» périssent peu à peu en commençant par les bords ; les blasto-
» zoïtes s'arrêtent dans leur développement à l'intérieur de la
» masse de cellulose et le cornus devient tout à fait comparable à
» celui d'un végétal ligneux, où, pendant la saison froide, se trouvent
» seulement des bourgeons dormants.

« Il serait certainement très intéressant d'étudier le réveil
» printanier de ces animaux. Pendant que s'opère cette destruction
» successive des animaux de l'année, on observe chez l'*Amarou-*
» *cium Nordmanni*, un dépôt de petits corps calcaires à structure
» stratifiée..... »

Bien que la question fût ainsi nettement posée, personne ne l'a reprise depuis, et nous ne trouvons que des allusions à ces phénomènes. LAHILLE (63), à qui l'on doit une étude faunique très soignée des Tuniciers des côtes de France, se contente de signaler les altérations de certaines espèces à l'automne. Le nom d'hivernage revient même plusieurs fois chez certains auteurs, dans des cas où l'hiver ne peut être invoqué. HERDMAN (43), par exemple, a trouvé dans les matériaux du *Challenger* un certain nombre d'échantillons en régression; il en est qu'il décrit après le genre *Distaplia* (*Report* II, p. 132), qui avaient été dragués aux Açores en juillet par 450 brasses et dont il dit : « I believe that when obtained, it was probably
» in a hibernating condition, and that all the ascidiozooids had died
» and been ejected from the colony. In this case very probably there
» where some young buds.... lying in a dormant condition..... The
» presence of abundance of pigment upon the upper surface of the
» specimen under consideration, favours the view that it was
» captured when in this hibernating condition. » La saison, et plus encore la profondeur d'où provenaient les échantillons, me paraissent exclure la dénomination d'hivernage pour ce phénomène. Il y aurait donc à distinguer les cas où l'altération ou la destruction des cornus est le résultat du froid, de ceux où ces modifications recon-

naissent une autre cause. C'est ce que d'ailleurs s'est demandé LAHILLE en voyant les transformations de *Morchellium Argus*, à Roscoff, précéder l'hiver.

Ainsi ces phénomènes sont encore mal délimités, dans leur apparition, dans leur extension. Sont-ils généraux dans le groupe des ascidies composées ? Ont-ils des analogues dans d'autres groupes d'animaux ?

J'ai essayé de répondre avec plus de précision à ces diverses questions, en suivant aux diverses époques de l'année, les ascidies composées que présente la faune du Boulonnais : je ne m'occuperai d'abord, en exposant le résultat de mes recherches, que des phénomènes concernant l'ensemble du cormus, réservant, s'il y a lieu, l'étude des modifications cellulaires pour la rapprocher de cas où des phénomènes analogues se produisent sous l'action de causes différentes.

§ 2. — Etude des diverses familles d'ascidies composées.

DIDEMNIADÆ

a. Diplosomidæ.

Comme je l'ai dit plus haut, je n'ai observé que *Diplosoma gelatinosum*. Cette espèce est très abondante pendant l'été sous les pierres ; elle présente des larves pendant les mois de juillet, août et le commencement de septembre ; à partir de ce moment, les ovules ne mûrissent plus, et peu à peu les individus ne présentent que des organes génitaux rudimentaires. La blastogénèse, qui dans cette espèce est absolument continue, (et sur la morphologie de laquelle j'insiste plus loin) persiste ; au mois de novembre, les colonies ne diffèrent de celles de l'été que par l'absence d'organes génitaux ; les individus sont parfaitement actifs ; sur les cormus vivants, on voit battre les cils vibratiles des branchies ; or les phénomènes d'hivernage signalés pour les autres synascidies, commençaient dès septembre.

Nous aurions à rapporter les mêmes observations sur les cormus recueillis au début de février ; les organes génitaux ne se retrouvent guère que sur les coupes, où l'on aperçoit l'ébauche des deux vésicules spermatiques et d'un cordon d'ovules. La blastogénèse, sur

les matériaux de novembre comme sur ceux de février, se manifeste chez tous les individus ; l'étude microscopique des bourgeons montre de nombreuses karyokinèses qui attestent que les phénomènes de multiplication cellulaire sont actifs.

Au mois d'avril, les organes génitaux sont plus développés ; mais ce qui est surtout caractéristique, c'est l'activité du bourgeonnement ; plusieurs générations de bourgeons coexistent fréquemment sur un même individu.

Ainsi pour *Diplosoma*, il n'y a pas arrêt de la vie des colonies pendant l'hiver ; sauf en ce qui concerne les organes génitaux, les individus ont le même aspect qu'en été ; il y a seulement une diminution dans l'activité blastogénétique, et un arrêt dans le développement des organes génitaux ; phénomènes qui concordent avec ce que nous verrons plus loin et ce que présentent la plupart des animaux.

Cependant il faut remarquer que, si l'on visite les mêmes endroits aux diverses saisons, les colonies sont beaucoup moins nombreuses pendant l'hiver. Or, il m'est arrivé souvent, à la fin du mois de septembre, de constater qu'un grand nombre de cormus ne présentaient pas la même transparence qu'en été. Si *Diplosoma gelatinosum* n'a pas à Winereux, la transparence parfaite de *Diplosoma* (*Pseudodidemnum*) *crystallinum*, GIARD, que je regarde avec LAHILLE comme une variété de *Diplosoma gelatinosum*, il forme cependant sous l'eau des plaques translucides, larges, où les individus se détachent comme de petits points jaunes. Beaucoup de colonies, à la fin de septembre, observées en place, sont au contraire affaissées et plus opaques ; la branchie, dans la plupart des individus, est en régression.

Je regarde ces colonies comme celles qui, ayant déjà passé tout l'été, se trouvent dans un état de vitalité moins grande à ce moment ; cet affaiblissement doit retentir en particulier sur la tunique commune à qui est dévolue la fixation au support ; ces colonies sont probablement emportées en grand nombre par les vagues ; de fait, on en trouve souvent qui sont plus ou moins détachées.

Les colonies plus jeunes, provenant de larves de l'année, se trouvant dans toutes leurs parties plus résistantes, persistent ; elles passent l'hiver sans présenter de phénomènes spéciaux et les individus comme nous l'avons dit, sont en état de vie active.

J'attribue à la structure de la tunique une grande importance dans le mode de réaction du cormus; cette considération m'a paru justifiée pour les diverses ascidies que j'ai étudiées; deux espèces, généalogiquement très voisines, peuvent se comporter très différemment vis-à-vis des agents extérieurs et en particulier au moment de l'hiver, sans que ces dissemblances puissent être attribuées à autre chose qu'à la nature différente de la tunique commune.

b. Didemnidae.

Chez les Didemnidae proprement dits (genres *Didemnum* et *Leptoclinum*), des phénomènes d'hivernage ont été signalés par GIARD. Dans sa planche xxviii, fig. 1, il représente deux cormus A et B; A, présentant une surface parsemée de taches blanches qui correspondent à des amas de spicules, est, d'après lui, un cormus en hivernage; et ce phénomène serait caractérisé par l'augmentation de la calcification. Je n'ai pu étudier à Wimereux que des *Leptoclinum*.

Parmi eux, le plus intéressant était *Leptoclinum gelatinosum* qui, dans la belle saison, ne présente qu'un petit nombre de spicules, disposés par groupes au niveau des viscères. Or, dans les nombreux cormus que j'ai examinés à l'automne (septembre, fin octobre), et au début de février, je n'ai remarqué aucune augmentation sensible de ces spicules: l'apparence signalée par GIARD, attribuée par lui à une sécrétion protectrice de calcaire, au moment de l'hiver, apparence dont je ne conteste pas la réalité, me paraît pouvoir s'expliquer autrement. Dans les *Didemnum*, les spicules sont disposés en amas autour des siphons buccaux des individus; or, dans ce genre, comme chez tous les *Didemnidae*, on observe une fréquente régression de la branchie, qui est remplacée par un nouveau bourgeon thoracique. La dégénérescence de la chambre branchiale se manifeste par sa rétraction à l'intérieur de la tunique, où elle ne constitue bientôt plus qu'un petit amas. Or, à ce moment, la tunique commune, au voisinage, se contracte pour fermer l'orifice de l'ascidiozoïde disparu, et ainsi se trouvent rapprochés, en un groupe formant tache, les spicules qui étaient primitivement moins serrés autour de la bouche. Cette dégénérescence de la branchie se produit plus

particulièrement à l'automne, et on peut bien ranger cette apparence parmi les phénomènes d'hivernage ; mais, autant que je puis en juger, sans avoir étudié les *Didemnum* eux-mêmes, je ne crois pas qu'il y ait à ce moment hyper-sécrétion de calcaire.

Quel est maintenant le sort des individus au moment de l'hiver ? La description se rapporte aux *Leptoclinum*. A toutes les époques, on trouve sous les pierres de grandes plaques de ces ascidies ; en hiver les cormus de *Leptoclinum maculatum* sont fréquemment pâles et décolorés ; tandis que pendant l'été ils sont fortement tachetés de violet. Ces cormus, en hiver, sont parfois partiellement détachés de la pierre. Je crois que ce sont des colonies mortes et on peut attribuer le fait au froid.

Mais beaucoup de cormus subsistent, et voyons à quel état sont les individus dans ce cas : le meilleur procédé est de faire dans les cormus des coupes épaisses, que l'on colore ensuite légèrement par l'hématéine et que l'on observe dans le baume de Canada. Sur ces coupes, on constate toujours (et aussi bien en été qu'en hiver) que la branchie de beaucoup d'individus est contractée ; il est difficile, même en anesthésiant préalablement par le chlorhydrate de cocaïne, d'éviter cette déformation ; et souvent les branchies jeunes, où les muscles des sinus intertrématiques ne sont pas encore développés, sont seules à être parfaitement dilatées. On ne peut attribuer cette contraction ni à une mauvaise fixation, ni à une dégénérescence ; les chambres branchiales en dégénérescence ont un aspect spécial, dû à la dissociation de leurs éléments anatomiques. En tenant compte de ce fait examinons des cormus aux diverses époques de l'année.

Du mois de mai au mois de septembre, les ascidiozoïdes possèdent des organes génitaux bien développés (un cordon d'ovules, et une ampoule testiculaire à spermiducte spiralé) ; la plupart des individus présentent des bourgeons. Sur les cormus recueillis au début de novembre, on retrouve encore les glandes sexuelles ; cependant beaucoup d'ovules offrent des aspects de dégénérescence. La blastogénèse est moins active. Au mois de février, les organes génitaux sont généralement invisibles, bien que quelques individus des cormus présentent exceptionnellement de gros ovules et des spermatozoïdes mûrs : la blastogénèse est fréquente et sur des coupes, on constate des karyokinèses assez nombreuses.

La comparaison de ces résultats nous permet de définir l'hivernage dans le cas de ces ascidies. Il n'y a pas suspension des fonctions vitales dans les individus, ni formation de bourgeons spéciaux, mais ralentissement qui se traduit principalement, par la cessation de la formation de produits sexuels et par une diminution de la blastogénèse.

Il convient d'ajouter que, sur des plages étendues de beaucoup de cornus, j'ai trouvé, en hiver, les chambres branchiales assez profondément enfoncées; la tunique formait au-dessus de ces individus une couche fort épaisse. Cela ne se rencontre que très rarement en été, et est comparable à ce que nous trouverons un peu plus loin chez quelques Aplidiens. Parmi les individus dont la chambre branchiale est en voie de régénération, celle-ci se faisant lentement à cause de la température, beaucoup restent enfoncés complètement dans la tunique commune.

POLYCLINIADÆ

C'est à ce groupe que se rattachent les descriptions les plus nettes des auteurs. GIARD a observé l'hivernage sur *Morchellium Argus*, *Amaroucium Nordmanni* et *A. densum*, mais pour d'autres formes, telles que *Circinalium concreescens*, il déclare ignorer si les choses se passent de même. Rappelons que pour lui, il y a, au début de l'hiver, mort des individus formés, arrêt dans le développement des blastozoïdes; au printemps, il y aurait réveil des bourgeons dormants. Plus tard, HERDMAN a trouvé dans les matériaux du *Challenger* un Aplidien qu'il regarde comme étant en hivernage (*Report* II, p. 251); LAHILLE (63) a vu qu'au moment de l'automne, le post-abdomen des Aplidiens se pédonculise et se sépare même pour former un bourgeon dormant. En ce qui concerne *Amaroucium Nordmanni*, il signale qu'alors la tunique devient blanche, cartilagineuse et opaque; les animaux eux-mêmes seraient très colorés. C'est, à préciser ces notions, au point de vue morphologique et au point de vue histologique, que je me suis appliqué. Pour les phénomènes histologiques qui consistent surtout en histolyse, je renvoie comme dans les cas précédents au chapitre suivant.

Circinalium conrescens.

C'est sur cette espèce que les phénomènes sont à la fois les plus nets et les plus faciles à observer.

A Wimereux, *Circinalium* est abondant dès le printemps ; les colonies sont formées d'individus assez petits à ce moment. Les produits génitaux y sont peu développés ; les ovules commencent à se pigmenter vers le 15 mai ; on trouve des embryons en incubation dès le 1^{er} juin et la reproduction sexuelle dure jusqu'au 15 septembre environ. Pendant les mois d'été, les cormus sont beaucoup plus nombreux et les individus sont de plus grande taille. Beaucoup de ces cormus proviennent de larves de l'année. En été, comme j'ai pu m'en rendre compte, en étudiant la régénération, l'évolution des individus est très rapide.

Dès le mois de septembre, l'aspect de *Circinalium* change ; la vitalité des individus est moindre ; on ne les voit pas, dans les aquariums, rejeter abondamment les excréments ; beaucoup de cormus sont formés d'individus tachetés de blanc autour du siphon buccal. Tandis qu'au mois de juillet, les colonies étaient surtout composées de cœnobies entièrement constituées, rapprochées les unes des autres, à la partie inférieure desquelles on ne trouvait qu'un petit nombre de stolons, rampant sur le rocher et contenant des bourgeons ou des post-abdomens prêts à bourgeonner, cette dernière partie des cormus est maintenant prépondérante ; si l'on ouvre ces colonies, on constate que, sur beaucoup d'individus, le thorax et l'abdomen se sont isolés de la région inférieure : celle-ci s'est séparée par un étranglement et s'est portée à la partie profonde du cormus, dans les stolons qui se sont ainsi accrus en nombre et en importance. — La portion supérieure des individus conserve d'ailleurs assez longtemps sa structure et on y retrouve, au début, les organes intacts, branchie, anse digestive, système nerveux, etc. Plus tard seulement, on voit les tissus se dissocier.

Au commencement d'octobre, on retrouve encore sous les rochers un grand nombre de cormus ; les individus sont réduits, presque sans exception, au thorax et à l'abdomen ; les post-abdomens sont rejetés dans les stolons et sont déjà, en grand nombre, en voie de tronçonnement pour donner des bourgeons.

Au début de novembre, *Circinalium* a, au premier abord, complètement disparu ; on n'en peut plus trouver une seule grosse colonie, faisant saillie sous les pierres. Les cœnobies ont été détachées de leur support et entraînées ; mais si l'on examine avec soin les rochers où l'espèce était abondante en été, on la retrouve. A Wimereux, cela est surtout facile sur les blocs formés, dans la zone des laminaires, par des annélides tubicoles, les *hermelles* (*Sabellaria anglica*) ; en examinant de près un de ces blocs qu'il est facile de casser, on aperçoit les cornus de *Circinalium* en grande abondance, mais recouverts le plus souvent par du sable agglutiné, et réduits à de petits stolons d'une couleur rouge vif.

Ces stolons sont occupés par les post-abdomens qui sont chargés de réserves et qui d'ailleurs, pour la plupart, se sont transformés en chaînes de bourgeons ; un grand nombre de ceux-ci sont déjà des ascidiozoïdes tout constitués.

J'ai examiné des colonies recueillies le 25 décembre ; elles faisaient à peine saillie à la surface de la pierre, mais les individus étaient complètement formés et groupés en petites cœnobies parfaitement délimitées ; les orifices des siphons des divers individus étaient ouverts, et le tube digestif renfermait des matières en voie de digestion et des excréments, prouvant que les ascidiozoïdes étaient bien en communication avec l'extérieur, et à l'état de vie active ; d'ailleurs, sur des coupes, les bourgeons, encore en voie de développement, offraient de nombreuses mitoses, attestant l'activité de la vie cellulaire.

Au début de février, sur un très grand nombre de colonies recueillies, il fut très difficile d'en trouver qui fussent encore réduites à des stolons ; dans la plupart, les cœnobies étaient bien individualisées ; les post-abdomens des individus n'étaient plus absolument gonflés de réserves, mais la digestion de celles-ci était déjà assez avancée ; le tube digestif renfermait une grande abondance d'aliments ; enfin les organes génitaux avaient commencé à se développer et l'on y observait par places l'ébauche des ampoules testiculaires, marquée par des cellules à gros noyau et par de nombreuses karyokinèses.

Tous les cornus de cette époque sont cependant très petits et pointent à peine, comme de petites taches d'un rouge vif, sous les rochers. Ce n'est que petit à petit qu'ils grandissent. Pendant l'hiver

ils sont restés nains. Cette absence de croissance, dont la cause est, selon toute vraisemblance, le froid, atteste que la vie s'y est ralentie; la suppression presque totale du développement des organes génitaux est un phénomène de même ordre : l'absence de testicule ou d'ovaire volumineux ne doit d'ailleurs pas être attribuée à ce que les colonies sont trop jeunes ; on la constate aussi bien sur celles qui sont peu étendues, que sur d'autres très considérables et qui, sans aucun doute, sont issues de cormus déjà féconds pendant la saison estivale précédente ; pour cette ascidie, comme pour les autres et comme pour la plupart des autres animaux, le froid arrête le développement des produits sexuels.

L'hivernage de *Circinalium* est donc bien caractérisé, en ce sens qu'il est marqué par la chute de toutes les têtes de cormus ayant renfermé la génération estivale, et par ce fait que, dans les parties subsistantes, les phénomènes formatifs sont beaucoup moins actifs qu'en été ; mais on ne peut pas dire qu'il y ait vie latente, ni bourgeons dormants qui se réveilleraient au printemps. Au contraire, la blastogénèse est active au début de l'hiver et les bourgeons se développent immédiatement ; mais leur croissance est très ralentie.

Morchellium Argus.

Les phénomènes d'hivernage présentés par cette ascidie sont très semblables à ceux que nous venons de décrire. C'est sur elle qu'ils avaient le plus attiré l'attention des auteurs ; ceux-ci s'étaient d'ailleurs, comme nous l'avons vu, bornés à observer le changement d'aspect qui survient dans le courant de septembre. *Morchellium Argus* se présente en grosses touffes résistantes dont les extrémités libres, plus molles et plus transparentes, renferment les chambres branchiales et les anses digestives des individus ; au-dessous, la région dure, toute pétrie de grains de sable, ne renferme que les post-abdomens. Dès le courant de septembre, les colonies se réduisent à cette portion inférieure, et cela est général à la fin d'octobre ; en même temps, la partie persistante se surbaisse et ne forme qu'une plaque faisant une saillie peu élevée sur le support. Si l'on y fait des coupes, on constate que, dès ce moment, les bourgeons sont déjà à un état avancé

de développement. Ils sont plongés dans une tunique commune, formant au-dessus d'eux un revêtement épais, qu'ils ne perceront qu'au printemps.

Comment s'est faite cette réduction du cormus ? Il y a eu, comme dans le cas de *Circinalium*, étranglement des individus au-dessous de l'abdomen. Je crois pouvoir affirmer que les parties supérieures des cormus, renfermant les thorax et abdomens, ont été peu à peu arrachées ; on trouve, en effet, au mois de septembre, en très grand nombre, des colonies, dont la tête n'est plus représentée que par un moignon, en voie de cicatrisation, à la périphérie duquel de nombreux individus pendent, prêts à se détacher du cormus. Ces aspects pourraient être dus, il est vrai, à ce que des *Lamel-laria* auraient dévoré l'extrémité des colonies ; mais, dans ce cas, il n'y aurait pas de raison pour ne pas retrouver la même chose pendant l'été ; enfin, il faut ajouter que, dans les parties en voie de cicatrisation, on trouve des débris d'individus dont les organes sont dissociés ; leur nombre est loin d'être en rapport avec celui des individus qui existaient ; je conclus donc, qu'un grand nombre a été rejeté hors de la colonie ; cela d'ailleurs concorde avec le processus que nous avons vu dans le cas de *Circinalium*.

Les bourgeons qui ont commencé à se développer en grand nombre, dès le mois de novembre, ne se mettent en communication avec l'extérieur que très tard ; au mois de mars, les cormus ne présentent pas encore de partie supérieure membraneuse.

Ainsi l'hivernage, caractérisé par les mêmes faits que dans le cas de *Circinalium*, n'est pas un arrêt dans la vie des cormus et, ici non plus, on ne peut guère parler d'une vie latente des bourgeons qui ne se réveilleraient qu'au printemps. La reconstitution des nouveaux individus se poursuit dès les débuts de l'hiver. Quant à la modification des cormus elle-même, elle précède les froids pour la plupart des colonies et paraît être, au moins pour les cormus âgés, le résultat d'une sénescence des individus après la saison de reproduction.

Parascidia Giardi.

Je n'ai pu observer que très incomplètement l'hivernage de cette ascidie. Elle ne peut être atteinte que par les grandes marées, et celles-ci sont très souvent contrariées par les vents, au moment de

l'hiver. J'ai vu les post-abdomens s'isoler comme dans les cas précédents, et je crois très probable qu'elle se comporte comme *Morchellium*. LAHILLE a du reste observé des phénomènes analogues pour *Amaroucium Nordmanni*.

Glossophorum luteum.

Cette ascidie se comporte d'une façon un peu différente des précédentes. Celles-ci semblaient, au premier abord, avoir complètement disparu dès le mois de novembre ; au contraire, on continue à trouver, sous les pierres et les rochers, des *Glossophorum* en grand nombre. Extérieurement, leur aspect est peu modifié ; on voit encore de nombreux orifices buccaux s'ouvrir à l'extérieur ; la teinte n'a pas changé. Enfin, si l'on fait une coupe, on trouve les individus serrés les uns contre les autres ; le cœur bat régulièrement. Il ne paraît donc pas, à un examen superficiel, exister de phénomènes d'hivernage.

Mais examinons de plus près les cormus, aux diverses époques. Pendant l'été, les organes génitaux sont très développés et donnent des larves jusqu'à la fin de septembre. A la fin de septembre, les post-abdomens se chargent des matières de réserve comme dans *Circinatum*, s'allongent et les glandes sexuelles sont refoulées à l'extrémité inférieure. Sur une coupe d'un gros cormus à cette époque, on voit presque toujours des post-abdomens en voie de tronçonnement (fig. 47) ou des chaînes de jeunes bourgeons, provenant de cette segmentation, qui se dirigent vers la surface (fig. 48) ; ils viennent ainsi s'intercaler, en grand nombre, entre les individus de la génération précédente. Au milieu de ceux-ci, on trouve donc un grand nombre d'ascidiozoïdes jeunes.

Il ne saurait être question d'admettre ici qu'aucun individu soit expulsé du cormus, qui est compact et dont la surface reste parfaitement intacte. Les ascidiozoïdes doivent être résorbés sur place. Rien n'indique, du reste, que cette résorption soit rapide et simultanée pour un grand nombre. Elle paraît au contraire se faire petit à petit.

Cependant, dans beaucoup de colonies, on voit des plages entières, sur lesquelles les individus ont dégénéré et sont réduits à des masses, où l'on ne distingue plus les organes. Ce sont des amas assez com-

pacts, à peu près sphériques, au début, et bien limités ; plus tard ils sont plus ou moins pénétrés par la tunique commune. On ne saurait attribuer ces aspects de dégénérescence à une mauvaise fixation des cornus ; car ils ont été fixés rigoureusement comme pendant l'été ; au reste, cette dégénérescence se constate déjà *in vivo* ; les individus atteints apparaissent comme des amas sphériques, fortement pigmentés.

Il est bon de noter aussi que, dans les colonies recueillies de novembre à février, assez souvent, les individus jeunes, eux-mêmes, sont altérés, et que, au milieu de leurs tissus, on trouve des masses cellulaires en dégénérescence. Cela me paraît être la conséquence du froid qui détruit peut-être complètement un assez grand nombre de colonies.

Glossophorum luteum nous offre le même ralentissement dans la croissance que les espèces précédentes ; les individus produits pendant l'hiver restent petits. Les organes génitaux demeurent aussi rudimentaires.

Enfin, il faut ajouter un fait que l'on observe ici comme chez *Circinalium*. Un très grand nombre de post-abdomens, chargés de réserves, s'accumulent tout à la base des tubercules de *Glossophorum*, c'est-à-dire en un point qui correspond aux stolons de *Circinalium* ; les bourgeons qu'ils produisent se rendent en partie à la surface ancienne du cornus ; mais d'autres groupes font saillie latéralement, à la base du tubercule, et fondent ainsi de nouvelles colonies indépendantes, comparables à celles qui reforment *Circinalium*.

En somme cette ascidie diffère des précédentes en ce que la destruction du cornus ancien est beaucoup moins complète ; il est probable cependant qu'au mois d'octobre et de novembre beaucoup de colonies sont entraînées et détruites.

BOTRYLLIDÆ

L'hivernage est beaucoup moins marqué, au moins macroscopiquement, que dans le groupe précédent. On retrouve, quoiqu'en nombre plus restreint, de grands cornus de *Botrylloides*, pendant tout l'hiver. Les individus y sont bien développés, et en état de vie active ; ils ne renferment que des glandes génitales rudimentaires ;

et de même, les bourgeons de la colonie ne possèdent que de très petits ovules ou des testicules au début de leur évolution ; d'ailleurs, à la fin de septembre déjà, on constate cet état des organes génitaux. Il y a donc, pendant toute la saison froide, ralentissement dans la production des éléments sexuels et probablement aussi dans la formation des bourgeons. Mais il n'y a pas arrêt dans la vie des individus que j'ai retrouvés en activité, en novembre et au début de février.

AUTRES FORMES DE LA FAUNE DE WIMEREUX

L'observation des autres ascidies composées, en hiver, est très difficile à cause de leur habitat ; je n'ai pu atteindre *Perophora Listeri* ni *Clavelina lepadiformis* après le mois de septembre. Je ne puis donc émettre, au sujet de leur hivernage, qu'une opinion à priori. Je pense que les individus continuent à vivre pendant l'hiver et qu'il y a seulement arrêt dans le développement des organes sexuels et ralentissement dans celui des bourgeons. En tout cas, les colonies que j'ai recueillies à la fin de septembre, ne différeraient de celles que j'avais observées en été, que par l'absence de produits génitaux développés.

En ce qui concerne *Distaplia rosea*, il m'a été également impossible d'atteindre en hiver les localités où il existe. Je rappelle seulement que, d'après LAHILLE, *Distaplia magnilarva* hiverne à la façon des Aplidiens. Cette expression me paraît se rapporter à l'altération particulière que subissent, dans des circonstances variées, les diverses espèces de *Distaplia* et des genres voisins (*Colella* HERDMAN). Je suis porté à admettre que cet état particulier, où les individus semblent avoir disparu de la colonie, se produit sur un très grand nombre de cormus en hiver. Mais cette modification survient par d'autres causes que le froid et elle est très commune à Wimereux, en été. C'est elle que HERDMAN a rencontrée sur les cormus qu'il décrit, sans les nommer, après le genre *Distaplia*, et que l'auteur anglais rapporte à des phénomènes d'hivernage ; comme je l'ai fait remarquer (p. 15), la saison où ces ascidies ont été récoltées, et plus encore la profondeur de la station excluent l'hypothèse d'un hivernage proprement dit. La transformation des cormus est le

résultat d'une histolyse très importante et que j'étudie au chapitre suivant. En tout cas, les colonies sont reconstituées au début d'avril ; mais, dans celles qu'on recueille à ce moment, on ne trouve que des individus jeunes, dont le tube digestif n'est pas encore pigmenté, et dont les glandes génitales sont seulement en voie de développement. La reproduction sexuelle de cette espèce à Wimereux dure de juin à septembre.

§ 3. Conclusions

En passant en revue les diverses ascidies composées de la faune boulonnaise, et étudiant leurs modifications pendant l'hiver, j'ai laissé de côté les changements histologiques qu'elles subissent, cherchant seulement à dégager le sort des cormus examinés *in toto*. Les phénomènes histologiques tels que l'histolyse, qui se produisent à ce moment, relèvent de causes plus générales que le froid. Réservant donc les conclusions qui peuvent s'en déduire, examinons dans son ensemble l'hivernage des ascidies composées et comparons-le à ce que nous présentent les autres groupes du règne animal.

Il me semble tout d'abord qu'il faut renoncer à la conception d'une vie latente des cormus, de bourgeons dormants spéciaux qui se formeraient à l'automne et ne se développeraient qu'au printemps. Dans les groupes tels que les *Botryllidæ*, les *Diplosomidæ*, vraisemblablement les *Clavelinidæ* et les *Perophoridæ*, les colonies continuent à vivre de la façon normale ; le bourgeonnement, quoique moins intense, se produit par les processus ordinaires et son activité est attestée par les karyokinèses que l'on trouve, en grand nombre, dans les blastozoïdes en formation. Il y a arrêt dans le développement des organes sexuels.

Nous avons vu que, dans les groupes où extérieurement le phénomène de l'hivernage était plus frappant, il se ramenait aux mêmes considérations, et que, là aussi, les colonies vivaient activement pendant l'hiver, que les bourgeons se développaient d'une façon continue dès novembre ; mais que la croissance des individus était retardée.

Donc, dans leur ensemble, les ascidies composées se comportent d'une manière uniforme ; ce qui diffère de l'une à l'autre, c'est le

retentissement à l'extérieur de phénomènes identiques sur des organisations différentes. La raison de l'apparence spéciale des Aplidiens, en hiver, est dans la nature de leur bourgeonnement : 1° qui permet une indépendance complète des bourgeons, et par suite l'élimination de la génération adulte ; 2° qui est dominée par l'existence d'abondantes réserves dans le blastozoïde, ce qui permet un ralentissement plus marqué de la vitalité.

Les ascidies composées n'ont donc, vis-à-vis du froid, que les réactions générales des autres animaux ; il n'y a aucune disposition spéciale, réalisée en corrélation avec cet hivernage et cela explique que, dans des mers telles que la Méditerranée, rien n'existe qui le rappelle, au moins d'après nos connaissances actuelles. Dans la Méditerranée la saison de ponte, pour les Tuniciers, comme pour beaucoup d'autres animaux, ne correspond pas à celle de la Manche ou de l'Océan. LO BIANCO (67) qui a observé avec soin les époques de reproduction sexuelle d'un grand nombre de formes, à Naples, a constaté pour les Synascidies, des périodes correspondant surtout à l'hiver, au début du printemps. Elles se terminent graduellement, au lieu d'être brusquement bornées, comme dans la Manche, par l'hiver, et les cormus peuvent, au moins autant qu'on le sait actuellement, grâce à la chaleur, conserver une croissance assez rapide. Il y aurait cependant lieu d'examiner si les colonies, qui ont donné des produits génitaux, n'ont pas une période de repos consécutive ; car, dans la Manche, il faut concevoir que ce n'est pas le froid, qui produit les modifications, appelées *hivernage*. Celles-ci apparaissent au mois de septembre, avant la chute de température ; et elles sont dues bien plus probablement à une sénescence des cormus après la reproduction sexuée ; mais, ces transformations s'étant produites, l'hiver survient qui là, comme pour les autres animaux, constituant un obstacle à la croissance, retarde l'épanouissement nouveau des cormus.

La réaction des autres animaux vis-à-vis du froid est analogue. L'évolution saisonnière des animaux marins a été malheureusement peu étudiée jusqu'ici. Considérons surtout les groupes où se constituent des colonies ; les phénomènes d'hivernage y sont, non pas le résultat d'une adaptation spéciale au froid, mais l'utilisation d'une disposition générale. Laissons de côté les Cœlentérés qui n'ont pas été étudiés à cet égard. Dans le groupe des Spongiaires, on a cité souvent

les *gemmules* comme des bourgeons particuliers, assurant la conservation de l'espèce pendant l'hiver ; il n'est pas douteux que les *gemmules* ne remplissent ce rôle, mais il n'est que secondaire pour elles et elles existent en dehors de tout hivernage. En particulier TOPSENT (112) et plus récemment H. V. WILSON (117) en ont décrit dans des éponges marines. Le dernier auteur en a observé, dans une série de formes des Bahamas, en plein été.

De même chez les Bryozoaires ; en particulier chez les Phylactolèmes d'eau douce, on appelle les *statoblastes*, des bourgeons d'hiver ; ici encore cela est exact, en ce sens qu'au printemps, les *statoblastes* reconstituent de nouvelles colonies. BRAEM (12) à qui nous devons une des études les plus récentes et les plus complètes sur ces questions, a même remarqué que la germination des *statoblastes* était plus facile quand ils avaient été assez longtemps exposés à des températures basses ; mais les *statoblastes* se forment, dès le début de l'été, sur des colonies de Plumatelles que l'on trouve à la face inférieure des feuilles de *Nymphœa* (colonies qui sont sûrement de l'année par conséquent), et j'en ai vu beaucoup germer, au mois de juillet, sans qu'ils aient, en aucune façon, subi l'action du froid. Leur adaptation à celui-ci n'est très vraisemblablement que secondaire. Au reste, il y a à noter une grande analogie de constitution entre les *gemmules*, les *statoblastes* et les bourgeons des Aplidiens, c'est-à-dire les trois dispositions qui, dans les groupes correspondants (Spongiaires, Bryozoaires, Ascidiens), réalisent les phénomènes d'hivernage les mieux marqués extérieurement. Il y a, dans les trois cas, abondance extrême de réserves qui paraissent très analogues. La digestion de ces réserves est favorisée par une température relativement élevée et, comme elle est une des conditions principales de la reconstitution de l'organisme, le retard de celle-ci est plus régulièrement marqué qu'ailleurs ; mais ce retard, pour être moins apparent, existe aussi bien chez les formes voisines.

Il est très vraisemblable que la régénération du polypide, dans la loge d'un bryzoaire ectoprocte, est ralentie aussi par le froid ; peut-être même, certains groupes de loges restent-ils sans polypide, pendant une partie de l'hiver ; l'étude serait intéressante à faire, et l'hivernage serait aussi réel que dans le cas où le bryzoaire produit un *statoblaste*. Les faits signalés par KRÆPELIN (61) sur *Victorella*, gymno-lème d'eau douce, qui, en hiver, se réduit à des stolons portant des

tubercules, serrés les uns contre les autres et qui sont les ébauches d'individus se développant au printemps, constitueraient un cas très voisin de celui des Aplidiens ; là encore, il n'y a pas de disposition spéciale, mais un simple ralentissement dans la succession des phénomènes ordinaires de la blastogénèse.

D'ailleurs, pour les Tuniciers, nous voyons les auteurs ranger sous la dénomination d'hivernage, des phénomènes de régression tels que ceux que l'on a plusieurs fois signalés chez *Distaplia* et qui surviennent en été, avec un mécanisme identique, sous l'influence de causes différentes. Il ne faut donc pas considérer l'hivernage comme spécial à certaines espèces, ni comme correspondant à des adaptations spéciales. C'est au contraire un phénomène général dont les manifestations extérieures sont plus ou moins frappantes, suivant les particularités anatomiques des diverses espèces. Mais, chez celles mêmes où il est très bien marqué, il se traduit par des modifications que des causes autres que le froid réalisent ; et même le froid n'agit pas à proprement parler comme cause ; mais il empêche ou retarde le retour à l'état normal, d'être modifiés par d'autres facteurs.

CHAPITRE III.

ÉTUDE DE QUELQUES PHÉNOMÈNES D'HISTOLYSE.

I.

HISTORIQUE

L'hivernage, tel que l'avaient conçu les auteurs antérieurs, consistait en une modification des cornus, entraînant la régression d'un grand nombre d'individus, et nous avons vu dans quelle mesure cette opinion était exacte. A côté du phénomène global que nous avons étudié, de la destinée du cornus dans son ensemble, existe donc une autre catégorie de questions qu'il était indiqué d'aborder, et à la solution desquelles j'ai essayé d'apporter une contribution. Par quels processus régressent les individus qui disparaissent ? Quel est le rôle et la destinée des éléments cellulaires qui les composent ?

Ce problème, qui se posait ainsi dans l'étude de l'hivernage, est d'ordre plus général. Des dégénérescences d'individus se présentent dans des circonstances très variées, en dehors de toute influence de température ; comme j'ai été amené à en examiner quelques-unes, j'ai préféré grouper en un ensemble tous les documents que j'ai recueillis, qu'ils soient ou non corrélatifs de l'hivernage. Je vais donc exposer maintenant les faits que j'ai observés, relatifs à l'*histolyse* chez les ascidies composées. Les résultats sont souvent très fragmentaires, mais la difficulté de la question explique les lacunes que je suis le premier à reconnaître.

Jusqu'à ces dernières années, au moins, on a signalé des phénomènes d'*histolyse* chez les Tuniciers, plutôt qu'on ne les a réellement étudiés. Un premier cas, où on en a rencontré depuis longtemps, est la transformation du tétard après sa fixation. La disparition de la plus grande partie du système nerveux larvaire, de la corde dorsale, des muscles de la queue, tous éléments histologiques très différenciés, était un exemple précis d'*histolyse*. Les premiers auteurs qui s'y attachèrent, et notamment KOVALEVSKY, affir-

mèrent que ces cellules se transformaient en globules sanguins. Plus tard, ULJANIN (113) décrit une dégénérescence grasseuse de ces éléments dans la larve de *Doliolum*.

Depuis ces travaux, l'idée directrice de toute recherche relative à l'histolyse a été sensiblement modifiée par l'introduction de la notion de *phagocytose*. METCHNIKOFF, en découvrant et généralisant ce processus, précisait d'un coup les expressions vagues des travaux antérieurs, telles que nécrobiose, etc.... il indiquait la probabilité que la plupart des phénomènes histolytiques étaient liés à une phagocytose ; et en particulier il exprimait cette opinion pour la métamorphose du têtard d'ascidie. C'est en tenant compte de cette idée nouvelle que, dans ces derniers temps, KOVALEVSKY (60) et SALENSKY (98) ont repris la question.

KOVALEVSKY a étudié, à ce point de vue, *Phallusia mamillata*, Cuv. Il a conclu, pour les éléments de la queue, à une dissociation des diverses cellules ; celles-ci isolées, sont peu à peu entourées, pénétrées par des cellules mésenchymateuses (le fait est net surtout pour les cellules musculaires que l'on reconnaît à leur striation) et disparaissent peu à peu. Il y a donc bien, d'après KOVALEVSKY, phagocytose des éléments histolysés par les globules sanguins de la cavité générale.

C'est à une opinion analogue qu'est arrivé SALENSKY plus récemment encore, en étudiant la même question sur *Diplosoma Listeri*, (*gelatinosum*), M. Edw. et *Amaroucium roseum*, D. VALLE. Il y a aussi, d'après lui, en particulier, phagocytose des cellules musculaires. SALENSKY a pourtant signalé un cas exceptionnel (*Distaplia magnilarva*) où la queue du têtard serait, non pas résorbée, mais purement et simplement rejetée. Je reviens plus loin sur cette opinion qui ne me paraît pas devoir être acceptée.

L'histolyse a été signalée dans d'autres circonstances. Ce sont d'abord celles qui concernent les transformations d'individus adultes. Le cas le plus intéressant dans cet ordre est celui de *Doliolum*. L'oozoïde ou nourrice possède d'abord tous les organes ; mais ensuite, le tube digestif, la branchie, l'endostyle se résorbent. Le seul auteur qui ait examiné de près ces transformations est ULJANIN. La branchie paraît être entraînée mécaniquement, les éléments du tube

digestif se dissocieraient et se transformeraient en cellules amœboïdes; l'endostyle au contraire subirait une dégénérescence graisseuse et la masse qui en résulterait serait progressivement employée comme substance nutritive, sans que d'ailleurs nous sachions le détail du processus. Au reste les recherches d'ULJANIN sont antérieures à la publication des travaux de METCHNIKOFF (75) sur la digestion intra-cellulaire, et il n'est pas impossible qu'en réétudiant le problème aujourd'hui, on y retrouve des phénomènes phagocytaires.

Enfin, et c'est là le cas d'hystolyse le plus fréquent, les individus qui se succèdent dans les cormus, y sont résorbés après un certain temps. MAURICE (72), dans sa monographie de *Fragaroïdes* (*Fragarium*) *aurantiacum*, déclare que les ascidiozoïdes se réduisent à de petits corps sphériques, où les organes deviennent de moins en moins bien délimités; autour de ces corps on constaterait une abondance particulière de cellules dans la tunique. « Tout le protoplasma, » dit-il, « s'est condensé dans chaque cellule, laissant au centre un vaste espace rempli d'un liquide hyalin;.. dans presque toutes, la cavité centrale est occupée par deux ou trois masses obscures, informes, ne renfermant aucun élément figuré;.. j'ai cru pouvoir considérer ces amas informes, contenus à l'intérieur des cellules, comme des parcelles arrachées par ces cellules mêmes, à la masse en désagrégation ». Nous serions donc encore en présence d'une phagocytose (1).

Un cas particulier de ce problème a été plusieurs fois traité dans ces derniers temps; c'est la régression de l'oozoïde, phénomène plus général qu'on ne l'avait cru tout d'abord. KROHN l'a signalé chez les *Botryllidæ*, HUXLEY puis KOVALEVSKY l'ont décrit chez le *Pyrosome* (Cyathozoïde); ULJANIN (114) l'a observé sur *Distaplia magnilarva*, très peu de temps après la fixation, pendant la croissance des premiers bourgeons. J'ai, moi-même, recueilli de jeunes colonies de *Glossophorum luteum*, renfermant trois ou quatre individus et où l'on trouvait des restes histolysés qu'il y a tout lieu de supposer être les débris de l'oozoïde. SALENSKY (95) a précisé notablement nos connaissances sur ces faits; dans un de ses mémoires sur les Pyrosomes il décrit, pour les divers organes du Cyathozoïde,

(1) l. c. p. 260.

une dissociation des éléments et leur retour à l'état de cellules mésenchymateuses. L'absence de phagocytose est peut-être due ici, à ce que les éléments qui s'isolent n'ont pas appartenu à des organes vraiment fonctionnels et ont gardé leur caractère embryonnaire; il a étudié de même, la disparition de l'oozoïde des *Botrylles* et de *Distaplia magnilarva*. Je réserve ce dernier cas sur lequel je reviendrai plus loin avec détails; les résultats généraux de l'auteur russe, concordants dans les deux cas, tendent à établir une dissociation des éléments cellulaires qui se grouperaient ensuite principalement autour de cellules riches en vitellus, que contient la cavité générale de la larve.

Nous n'avons donc sur ces phénomènes généraux que des renseignements très partiels. Il en est de même de quelques cas particuliers que je vais énumérer maintenant.

DELLA VALLE (27) a signalé le premier, malheureusement sous forme de communication préliminaire, une dégénérescence totale des cormus de *Diazona violacea*, SAV., se produisant sous l'influence de conditions mal définies. Elle survient dans les colonies en captivité, mais on la trouve, à toutes les époques, sur des exemplaires, en place. Les individus, dont le thorax fait saillie à l'état normal, se rétractent, et le cormus se réduit à un tubercule verdâtre, dans lequel on rencontre, non des individus complets, mais des corps jaunes, où les organes sont plus ou moins nets. Ces tubercules régénéreraient la colonie; quant aux processus de dégénérescence et de reconstitution, ils sont à peu près inconnus et leur étude serait des plus intéressantes à reprendre.

DELLA VALLE (26) a contribué également à faire connaître un autre exemple: celui du genre *Distaplia*; ici aussi, sous l'influence de conditions mauvaises, mal précisées d'ailleurs, tous les ascidiozoïdes d'une colonie entrent en régression, et le cormus forme alors une masse qu'O. SCHMIDT (100) avait prise pour une éponge du groupe des Gumminées, qu'il avait appelée *Cellulophana pileata*. F. E. SCHULZE (103) reprenant l'étude des échantillons mêmes de SCHMIDT, les avait trouvés, formés de cellules vacuolaires, entre lesquelles se rencontraient des cellules amœboïdes et des productions ayant l'aspect de globules graisseux. En outre, des embryons, qu'O. SCHMIDT avait d'ailleurs observés, étaient des têtards d'ascidies. SCHULZE, enfin, dans ces cormus, trouvait des ascidies en voie de

développement. DELLA VALLE fixa la position systématique de ce tunicier, en étudiant des formes de Naples qu'il identifia à celle d'O. SCHMIDT, et en fit le genre *Distaplia*, dont il décrivit deux espèces (*D. magnilarva* et *D. rosea*). A toutes les époques de l'année, il recueillit simultanément des cormus où les individus étaient normaux et d'autres où ils subissaient ou avaient subi une régression ; il décrivit les faits principaux concernant la disparition des organes.

ULJANIN (114), peu après, vérifia ces résultats et obtint dans des aquariums où circulait une eau bien aérée, la reconstitution de cormus dégénérés. Ces phénomènes ne sont pas spécifiques aux formes du golfe de Naples et de l'Adriatique. Nous avons rappelé, dans l'historique relatif à l'hivernage, que, dans les collections du *Challenger*, HERDMAN avait trouvé des échantillons qu'il rapproche du genre *Colella* ⁽¹⁾, dans un état tout à fait comparable à celui que nous venons de décrire. Nous avons donc là des Tuniciers, réagissant très vivement sous l'influence des modifications extérieures et subissant alors une histolyse très profonde.

Je citerai encore quelques remarques de PIZON (87) sur la dégénérescence des individus de Botrylles, dont les tissus, d'après cet auteur, après avoir subi l'histolyse seraient employés à la nutrition des autres individus de la colonie et à l'accroissement de la tunique commune.

Si l'on réserve l'étude que SALENSKY (98) a faite de l'histolyse de l'oozoïde de *Distaplia magnilarva*, sur laquelle nous allons revenir, tels sont les faits actuellement connus ; j'ai essayé d'y apporter quelques données nouvelles, à l'aide des matériaux que m'offrait la faune de Wimereux ; j'ai repris surtout les phénomènes de régression présentés par les cormus de *Distaplia rosea* et ceux qu'offrent les Aplidiens au moment de l'hivernage. J'ai étudié aussi mais plus superficiellement, la régression des individus dans les cormus de *Botryllidæ*, *Didemnidæ* et *Diplosomidæ*.

(1) Ce genre est-il bien distinct de *Distaplia*? J'émetts là-dessus les mêmes doutes que LAHILLE.

II.

ÉTUDE DE L'HISTOLYSE DANS *DISTAPLIA ROSEA*

§ 1. Historique particulier.

On trouve des cormus de cette ascidie en histolyse, à toutes les époques de l'année, à côté d'échantillons normaux. Les causes de cette modification doivent être multiples et il est à peu près impossible de les préciser. Dans les colonies dégénérées les individus sont à des stades très variés ; on rencontre des cormus où l'histolyse a frappé des individus jeunes ; d'autres, où ceux-ci avaient déjà produit de nombreuses larves, que l'on retrouve dans les chambres incubatrices. Il y a vraisemblablement, d'une façon périodique, histolyse de tous les individus.

L'étude du mécanisme de cette disparition des ascidiozoïdes, que j'avais commencée en 1892, était très avancée, et mes conclusions à peu près arrêtées, quand parut, en décembre 1893, un mémoire de SALENSKY (98), où cet auteur avait été amené à traiter la même question. Préoccupé de l'origine de la métagenèse chez les Tuniciers, il fut conduit à étudier la formation de la colonie de *Distaplia magnilarva*, la production et le développement des premiers blastozoïdes, et la destruction contemporaine de l'oozoïde. Je m'étais placé à un point de vue légèrement différent, puisque j'étudiais le cas de la dégénérescence dans les colonies âgées d'une espèce voisine. Je n'ai pas cru devoir interrompre mes recherches ni renoncer à les publier, d'abord à cause des différences des conditions, quoique celles-ci fussent légères, surtout parce que mes conclusions n'étaient pas identiques à celles de l'auteur russe ; enfin, dans une question de cette nature, un travail résout rarement un problème d'une manière définitive, et la confirmation ou la discussion de résultats déjà énoncés n'est pas sans intérêt.

Voyons d'abord quelles sont les conclusions de SALENSKY :

La dégénérescence de l'oozoïde commence presque aussitôt après sa fixation ; elle s'annonce par la pénétration, à travers les parois du tube digestif, de cellules mésenchymateuses (globules sanguins).

Plus tard, les éléments cellulaires se séparent les uns des autres ; cette dissociation commence par la branchie et les muscles ; les cellules du mésenchyme, qui ont maintenant percé, en grand nombre, la paroi intestinale, remplissent la cavité digestive ; l'intestin se dissocie à son tour ; on rencontre, à ce moment, une grande quantité de cellules libres et, comme on n'y voit pas de mitoses, l'auteur conclut qu'elles ne sont pas de formation nouvelle, mais résultent de la destruction des organes larvaires. Que vont devenir ces cellules ? C'est le point important du problème ; meurent-elles et comment dans ce cas sont-elles éliminées ? ou bien se transforment-elles, et dans ce cas quel est leur rôle ultérieur ?

A ces questions SALENSKY répond de la manière suivante : les cellules mésenchymateuses (globules sanguins) se répandent, en partie dans la tunique, en partie s'unissent à des cellules mésodermiques, chargées de vitellus, qui sont abondantes dans la région antérieure de la larve [*Prægastralentodermzellen* de DAVIDOFF (22)], et forment avec elles des amas (*Zellenpakete*). SALENSKY estime que les cellules mésenchymateuses contribuent à la digestion du vitellus de la *Prægastralentodermzelle* et leur donne pour cette raison le nom de *Symphagocytes*. Notons que dans ce processus les cellules mésenchymateuses subiraient des modifications profondes ; elles apparaissent comme « *kleine glänzende dunkle Körperchen* » ; leurs noyaux se colorent avec intensité. Les cellules musculaires seraient phagocytées. Enfin une catégorie d'éléments mal définis se fondraient en une masse où l'on ne distinguerait plus les cellules et qui serait probablement phagocytée.

Les trois appendices fixateurs de l'oozoïde sont reliés au corps de la larve, par un diverticule ectodermique lobé, qui persiste pendant la métamorphose et constitue ce que SALENSKY appelle le « *Stolon nourricier* ». Il s'y accumulerait une grande quantité de cellules provenant des organes de la larve en histolyse ; les bourgeons s'anastomoseraient par leur tube ectodermique avec ce stolon et recevraient par lui un fort appoint d'éléments cellulaires.

En résumé : 1° la dégénérescence consisterait essentiellement en une dissociation des cellules.

2° Une partie des cellules dissociées passerait dans le stolon nourricier, et de là dans la cavité générale des bourgeons, en y

redevenant des cellules mésenchymateuses ; les cellules musculaires et d'autres éléments morts formant une bouillie (eine breiige Masse) seraient phagocytés par des cellules mésenchymateuses (*nécrophagocytes*).

3° La phagocytose, s'exerçant par des nécrophagocytes ou des symphagocytes, ne serait que très partielle, un grand nombre d'éléments cellulaires revenant à l'état de cellules mésenchymateuses.

J'arrive maintenant à mes propres recherches qui ont porté surtout, comme je l'ai dit, sur l'étude de la dégénérescence dans les colonies déjà constituées de *Distaplia rosea*. J'ai auparavant quelques remarques à faire sur l'oozoïde, pour en définir les éléments histologiques et fixer ainsi ceux qui sont antérieurs à toute histolyse.

§ 2. Éléments histologiques de l'oozoïde.

L'oozoïde de *Distaplia rosea* ressemble de tous points à celui de *Distaplia magnilarva*, dont l'anatomie, le développement et le bourgeonnement ont été étudiés de près par les auteurs. Je rappelle seulement ici la nature de ses éléments anatomiques libres.

La tunique est formée de cellules vacuolaires juxtaposées. Elles forment de grosses sphères à paroi mince, remplie d'un liquide peu réfringent (fig. 17 a). Le protoplasma est réduit à un mince croissant, accolé à la paroi et dans lequel on distingue le noyau. Ces éléments forment une série de lacunes intracellulaires, indépendantes les unes des autres. Quelle est l'origine de ces cellules ? SALENSKY (96) veut la voir dans les cellules du testa, qu'il appelle *Kalymnocytes*. Je ne partage pas cette opinion. On retrouve encore les cellules du testa quand la tunique est déjà très développée. Si elles sont en moins grand nombre sur une coupe, cela tient à ce que la surface de l'embryon a beaucoup augmenté ; les cellules du testa, restant en même nombre, ne peuvent plus former une couche continue, comme aux premiers stades embryonnaires ; mais elles ont conservé identi-

quement leur aspect⁽¹⁾. Elles prennent peu les colorants. Les cellules vacuolaires de la tunique proviennent, suivant moi, de cellules mésenchymateuses qui ont émigré à travers l'ectoderme ; on en voit du reste sur les coupes, aux stades où débute la tunique, à l'intérieur de l'embryon, qui se vacuolisent et présentent toutes les transitions aux grandes cellules vacuolaires. Celles-ci d'ailleurs ne sont pas spéciales à *Distaplia* ; elles existent dans beaucoup d'ascidies et chez certaines ascidies simples (*Ascididella*, etc.) elles se rencontrent toutes formées dans le liquide cavitaire.

Entre ces cellules vacuolaires, on rencontre dans la tunique de *Distaplia* :

1° Des cellules pigmentaires (fig. 17 e). Elles sont peu abondantes sur le têtard ; on en rencontre cependant dans la tunique et dans les

(1) SALENSKY dit au contraire qu'elles se vacuolisent et donne une série de figures où les cellules du testa ont un aspect, qui tend à se rapprocher de plus en plus des cellules de la tunique. Je ne mets pas un instant en doute la sincérité de ces figures ; mais elles ne me paraissent pas convaincantes. SALENSKY est, par ses travaux antérieurs, fortement pénétré de l'idée que les cellules du testa ne sont pas des éléments de rebut, mais jouent un grand rôle dans l'édification des organes de l'embryon. Chez les Pyrosomes et surtout chez les Salpes, leur part serait considérable ; chez les Salpes même, d'après lui, les blastomères, résultant de la division de l'œuf avorteraient et tout l'oozoïde serait formé par des éléments provenant du follicule. Or, ces résultats ne sont pas acceptés par tous les auteurs ; les travaux les plus récents les ont atténués (BROOKS) ou ont ramené le développement des Salpes au cas général. KOROTNEFF (53) déclare qu'un certain nombre de blastomères avortent, mais arrive à cette conclusion (p. 356) : « So bleibt mir keine andere Vermuthung übrig, als dass der definitive Embryo » sich ganz und gar, aus den übrig gebliebenen und nicht veränderten Blastomeren » entwickeln wird. . . . Im grossen und ganzen, treffen wir hier, in einer natürlichen » Weise, dieselbe Erscheinung an, welche H. Driesch (1) künstlich bei den Embryonen » hervorgerufen hat, nämlich die partielle Entstehung des Keimes, ohne die » vollständige Betheiligung des ganzen fragmentirten Eies ». Enfin HEIDER (41 bis), dans un travail dont j'ai connaissance pendant la correction des épreuves, atteste l'exactitude des aspects figurés par SALENSKY, mais les interprète comme la digestion des kalymnocytes par les blastomères qui seuls ont un rôle formateur dans l'édification des organes de l'embryon.

Dans tous ses travaux, SALENSKY a attribué une grande importance à la position que prennent les kalymnocytes dès les premiers stades du développement ; on les trouve en effet entre les blastomères, et, dans le Pyrosome par exemple, au-dessous d'eux, entre eux et le vitellus ; dans l'embryon des ascidies, ils se massent dans les sillons séparant les premières sphères de segmentation et plus tard entre la queue et le corps du têtard, et sur les côtés de la queue. SALENSKY voit là une migration active de ces

(1) Et avant lui CHADRY.

lacunes sanguines, particulièrement au voisinage de la vésicule sensorielle. Elles présentent une membrane mince, un noyau périphérique ; leur contenu est entièrement formé par de petits granules d'un blanc rosé (en lumière réfléchie), insolubles dans l'alcool, les acides étendus et les dissolvants de la paraffine.

2° Des cellules amœboïdes présentant un noyau clair, sur la cellule vivante, et un protoplasma granuleux (fig. 17, *h*) ; ces cellules émettent de fins pseudopodes et se déplacent entre les cellules vacuolaires.

3° Des cellules (fig 17 *b*), qui sur le vivant se présentent comme des masses homogènes, blanchâtres, fortement réfringentes. On y reconnaît un petit noyau périphérique, qu'on met mieux en évidence par une coloration légère. Ces cellules se déplacent également, par défor-

cellules. Cela ne me paraît pas être la conclusion nécessaire et peut s'expliquer, à mon sens, par une passivité complète. L'œuf occupe, avant la segmentation, toute la cavité du follicule qu'il a entraîné avec lui ; sur toute la surface, entre le follicule et lui, sont disposées les cellules du testa : quand il se segmente, il perd la forme sphérique, son volume et sa surface augmentent ; le follicule passif résiste à cet accroissement et dès le stade 2, refoule, par suite de ce phénomène, les cellules du testa dans les vides, c'est-à-dire dans les sillons de segmentation ; de même s'explique la disposition des cellules du testa autour de la queue du têtard ; de même aussi la présence de quelques-unes de ces cellules assez profondément dans les tissus de l'embryon, où elles ont dû être poussées peu à peu entre les cellules de segmentation.

Dans son mémoire sur le développement des Diplosomiens, SALENSKY a donné, à l'appui du rôle qu'il attribue aux cellules du testa, un autre argument ; d'après lui, ce sont elles qui forment ces deux larges nageoires celluloses, que porte latéralement la queue du têtard. On trouve, dit-il, des kalymnocytes à l'intérieur de ces nageoires. Ces mêmes formations existent chez *Distaplia*. Je n'ai jamais vu, pour ma part, de cellules du testa, qu'au-dessous et au-dessus de la nageoire, pressées contre elle, il est vrai, mais cela était uniquement dû au développement des parties voisines. Les nageoires caudales sont sécrétées d'après moi par l'ectoderme, comme semble l'être d'ailleurs le revêtement cellulosique initial de tout l'embryon dans les divers Tuniciers. Les observations de KOVALEVSKY sur *Phallusia mamillata* me paraissent correspondre au processus général. Les éléments cellulaires que l'on trouve, un peu plus tard, chez beaucoup d'ascidies, formant une couche continue à l'extérieur de la cellulose, de façon que celle-ci semble être apparue entre les deux feuillets de l'ectoderme dédoublé (apparence qui a été ainsi interprétée par MAURICE pour *Fragaroides aurantiacum*), ont émigré suivant moi à travers cet ectoderme et sont d'origine mésodermique. On trouve des stades, où ces cellules ne forment pas un revêtement continu, mais traversent la cellulose. Elles ne peuvent pas non plus être les cellules du testa, qui, comme aux stades antérieurs, s'observent à l'extérieur de l'embryon et se reconnaissent facilement à leur faible affinité pour les colorants.

mations lentes, entre les cellules vacuolaires, sans émettre de fins pseudopodes. Nous reviendrons plus loin sur elles.

Ces divers éléments sont des différenciations des cellules mésenchymateuses.

La cavité générale de la larve renferme : 1° des globules sanguins qui paraissent identiques aux cellules amœboïdes granuleuses ; 2° des cellules pigmentaires, 3° des cellules à protoplasma homogène ; 4° et enfin des éléments renfermant encore une grande quantité de vitellus et provenant de la région endodermique antérieure. Ce sont les *Prægastralentodermzellen* de DAVIDOFF (23). Le contenu de ces cellules prend une teinte rose par le carmin, brunit fortement par l'acide osmique et le liquide de FLEMMING.

Tels sont les éléments libres *antérieurs à toute histolyse*.

§ 3. Fixation du têtard et métamorphose.

Je n'ai pas fait d'observations spéciales sur ce sujet ; j'ai cependant d'une part, étudié quelques larves tuées peu après leur fixation aux parois de l'aquarium (de 1 à 2 jours), et de l'autre, observé de jeunes ascidies, pendant une période de quinze jours, consécutive à leur fixation.

Dans les premières, j'ai constaté que la queue du têtard se rétractait à l'intérieur de la tunique, comme pour les autres espèces, et sa dégénérescence m'a paru s'y faire conformément aux processus décrits par KOVALEVSKY (60) pour *Phallusia mamillata* et SALENSKY (98) pour *Diplosoma*, *Botryllus*, etc. . . . Je ne cite ces observations, que je n'ai pas poussées dans les détails, que pour bien indiquer que dans *Distaplia rosea*, la queue du têtard est résorbée par les processus généraux. SALENSKY décrit, sans l'affirmer expressément d'ailleurs, dans *Distaplia magnilarva*, l'expulsion pure et simple de la queue. Il s'appuie surtout, sur ce que l'on n'en retrouve plus de traces ensuite, et aussi sur l'aspect de certaines larves qu'il a figurées dans son mémoire (fig. 12 et 18 a). Je crois que ces dernières étaient pathologiques. Cela arrive souvent dans les cristallisoirs où on les recueille. Il est des têtards qui sont peu mobiles et qui ne se fixent pas aux parois. Le figure de SALENSKY semble correspondre à un de ces cas. Mon opinion est donc que

très vraisemblablement, *Distaplia magnilarva* n'échappe pas à la règle générale, en ce qui concerne la régression de la queue larvaire.

Sur les *Distaplia rosea*, que j'ai élevés en aquarium, l'oozoïde n'avait pas commencé sa dégénérescence, au bout de quinze jours. Il y aurait là une différence avec *Distaplia magnilarva*, dont la larve, d'après les auteurs (ULJANIN, SALENSKY), régresse presque aussitôt après la fixation. Une pareille différence est d'ailleurs très possible, d'une espèce à une autre. La rapidité de cette dégénérescence peut aussi tenir, dans une très large mesure, aux conditions dans lesquelles se trouve la larve (température, aération, nutrition, etc.) (1).

J'ai d'ailleurs pu observer les résultats de l'histolyse de l'oozoïde, sur une jeune colonie, recueillie avec un cormus volumineux. Je vais la décrire en quelques lignes. Elle renfermait deux individus adultes, de taille légèrement inférieure à la normale. Ils ne possédaient aucune trace d'organes génitaux. Au-dessous d'eux, dans la tunique, j'ai compté 10 bourgeons, à divers stades, depuis les plus jeunes (une double vésicule), jusqu'à des blastozoïdes, où commençaient à apparaître les diverticules péribranchiaux. Aucun de ces bourgeons ne renfermait d'organes sexuels (dans les colonies âgées, les ovules sont différenciés dès la formation du blastozoïde).

Sur toute la périphérie de la petite colonie, on observe un grand nombre de cellules à pigment rose. Elles sont intéressantes en ce qu'elles ne sont pas encore surchargées de granules pigmentaires. Elles se rattachent nettement aux cellules à protoplasma homogène (fig. 17 b) que nous avons décrites dans le tétard. Celles-ci sont donc certainement l'origine des cellules pigmentaires; elles se retrouvent d'ailleurs dans les produits de dilacération des cormus vivants, et sur les coupes, on les voit également, abondantes à la périphérie.

Entre les deux individus développés, à la partie supérieure, existait un amas de matières en dégénérescence, ce sont des débris de l'histolyse de l'oozoïde. Ils sont formés de masses sphériques, à membrane d'enveloppe nette, avec un noyau périphérique. Le contenu est constitué par des filaments, prenant le carmin ou par des

(1) Il ne faut pas, pour ces raisons, attacher grande importance à l'âge des larves observées dans les aquariums.

granules. Dans quelques-unes, on retrouve des noyaux ; d'autres renferment de petits grains que l'on reconnaît nettement pour des fragments des pigments sensoriels larvaires. J'ai représenté ces divers aspects dans la fig. 28. Une autre accumulation de produits d'histolyse se présente à la partie inférieure de la tunique commune. Ce sont encore, suivant moi, des débris de l'oozoïde, ou peut-être, d'un premier blastozoïde qui aurait dégénéré à son tour ; le point a peu d'importance. Cette accumulation est formée d'amas semblables à ceux que nous venons de décrire ; les sphères formées par une agglomération de cellules où l'on reconnaît encore les noyaux, prédominent.

Dans tous les cas, pour les corps que nous avons décrits en premier lieu, il ne saurait y avoir doute, ils sont englobés par une membrane sphérique présentant un noyau ; la présence d'autres noyaux à l'intérieur, comme c'est le cas pour un assez grand nombre, ou de grains de pigment dont l'origine est certainement extérieure, indique un phénomène d'incorporation par une cellule, le début au moins d'un acte phagocytaire.

§ 4. Histolyse dans les colonies âgées.

Après ces quelques remarques et l'examen de ces cas particuliers, j'arrive au phénomène principal que j'ai étudié, l'histolyse dans les colonies âgées de *Distaplia rosea*.

Voyons d'abord quelle est la répartition générale des individus dans un cormus, en y faisant une coupe perpendiculaire à la surface. Les individus adultes sont au voisinage de cette surface, à laquelle leur endostyle est perpendiculaire. Ils présentent, au-dessous de l'anse digestive, deux longs tubes ectodermiques, confondus presque immédiatement après leur origine, qui plongent vers la base du cormus. Dans la région où se trouvent les thorax et les abdomens, on ne rencontre pas, en général, de matériaux cellulaires en histolyse ; de place en place, on voit des bourgeons plus ou moins développés, gagnant la surface, et, interposée entre les ascidiozoïdes, la tunique commune, dont la masse est formée de cellules vacuolaires, plongées dans une substance semi-liquide.

Tous les matériaux en dégénérescence sont localisés à la base de la colonie ; là, viennent se terminer les tubes ectodermiques des divers individus. Ils ne m'ont pas paru s'anastomoser : on aperçoit aussi dans cette région de nombreux bourgeons à des stades de développement assez jeunes. Les matériaux en dégénérescence ne sont généralement pas également répartis ; ils sont plus particulièrement accumulés, de place en place, en amas compacts, représentant le corps d'individus histolysés.

De cette répartition, nous pouvons conclure, que la partie du cormus où se trouvent les individus, actuellement à l'état adulte, est une production nouvelle, analogue à la portion supérieure des colonies de *Morchellium Argus*, qui se reforme après l'hiver, au moment de la croissance des nouvelles générations.

La dégénérescence des individus sur les colonies âgées ressemble complètement à celle de l'oozoïde. SALENSKY ayant décrit ces phénomènes avec beaucoup de détails, je pourrai passer plus rapidement, et insister seulement sur les points où il y a divergence entre mon interprétation et la sienne.

Nous distinguerons deux questions : la dégénérescence des individus, et le sort des éléments qui les composaient.

Dégénérescence des individus.

Elle commence par une contraction générale (fig. 38). La région branchiale, dans laquelle le manteau est très riche en muscles, est celle qui se réduit le plus. Les cellules musculaires présentent, dès le début, un aspect spécial. A l'état normal elles forment des fibres très allongées, associées en bandes minces (fig. 24), pourvues de noyaux ; elles se raccourcissent énormément, prennent une forme losangique. Leur protoplasma reste homogène, se colore assez fortement ; l'union des diverses cellules musculaires cesse très vite et on les voit, dès les premiers stades, simplement juxtaposées (fig. 25).

Dans la branchie, les modifications sont très rapides : les cellules, bordant les trémas branchiaux, forment des groupes dont les noyaux sont régulièrement alignés à l'état normal (fig. 23). Les protoplasmas

des diverses cellules d'un même groupe se fusionnent, dès le commencement de la dégénérescence, en un amas sphérique granuleux, faisant saillie dans la cavité du sinus trématique, prenant fortement les colorants, tandis qu'à la périphérie, on retrouve les noyaux peu colorés ; le réseau de chromatine de ceux-ci est devenu à peine visible. Les cils vibratiles se sont séparés des cellules et sont agglomérés en paquets qui prennent également très peu les colorants. Les éléments se sont ainsi peu à peu dissociés et le thorax est transformé en un sac, où les diverses cellules sont accumulées sans ordre. L'ectoderme persiste assez longtemps.

Le tube digestif manifeste également de bonne heure des traces de dégénérescence. Suivant SALENSKY, la régression commencerait par une immigration de cellules mésenchymateuses à travers la paroi intestinale. J'ai rencontré des aspects analogues à ceux dont parle SALENSKY ; au milieu de l'épithélium intestinal, dont la partie basilaire est uniformément colorée, on voit par places un noyau entouré d'une zone sphérique incolore. Ce sont ces noyaux que SALENSKY interprète comme ceux de cellules mésenchymateuses, ayant immigré dans la paroi du tube digestif : cela est possible ; mais ils m'ont toujours semblé exceptionnels et, sur de vastes plages d'intestin, en voie de dégénérescence, je n'en n'ai souvent trouvé aucun. En admettant même que nous ayons affaire, dans ces cas, à des cellules mésenchymateuses, je ne regarde donc ce phénomène que comme très secondaire.

On observe, au contraire, sur les individus à peine modifiés, une très grande transformation des cellules de l'estomac. Leur protoplasma, à l'état normal, était finement granuleux (fig. 19) ; elles étaient étroitement pressées les unes contre les autres, et formaient sur la paroi interne de petits mamelons. Cet aspect change ; l'union devient moins intime ; le protoplasma se condense et il se forme une sorte de grosse vacuole se détachant en clair (fig. 20) ; finalement les cellules se séparent les unes des autres et, un peu plus tard, elles occupent tout ce qui était autrefois la cavité de l'estomac. Là, elles se groupent en paquets, par 10 à 15 en moyenne (fig. 21). Si l'on examine des coupes transversales de cette région, à ce stade, on constate que toutes les cellules qu'elles présentent sont semblables ; elles ont un protoplasme abondant très colorable, un noyau avec un nucléole bien net. Par une série de transitions,

elles se rattachent très nettement aux cellules de la paroi stomacale et il ne saurait être question de voir en elles des cellules mésenchymateuses. L'ancienne cavité de l'estomac est donc bien remplie par les cellules qui en formaient la paroi et qui se sont simplement dissociées.

L'intestin présente des phénomènes analogues. La paroi en est beaucoup moins épaisse que celle de l'estomac. Sur la plus grande partie de sa longueur, il est tapissé extérieurement par les ramifications de la glande pylorique. Les cellules de celle-ci et celles de l'épithélium intestinal se séparent les unes des autres, occupent peu à peu l'ancienne cavité de l'organe, où elles se réunissent ensuite par groupes. Je n'ai pas vu non plus, dans cette partie de tube digestif, une immigration de cellules mésenchymateuses.

Dans toute cette histolyse, il y a donc simplement dissociation des éléments cellulaires.

Les organes, dont on retrouve le plus longtemps les traces, sont le ganglion nerveux, le cœur et l'ectoderme. Dans le ganglion nerveux, la substance ponctuée persiste encore quand les divers tissus sont dissociés ; mais peu à peu, les noyaux des cellules ganglionnaires, qui étaient régulièrement disposés à la périphérie, s'avancent irrégulièrement vers le centre et finalement il y a aussi dissociation.

Sur les individus ainsi altérés, quand on les observe en totalité, on est frappé de l'augmentation apparente du nombre des cellules pigmentaires roses. Il n'y a cependant pas eu afflux de ces cellules dans l'individu dégénérant : mais celles qui y existaient ont été peu à peu refoulées à la périphérie, pendant les premiers stades de la dégénérescence.

L'ectoderme se rompt seulement, après que tous les organes sont dissociés ; les paquets de cellules résultant de l'histolyse peuvent alors se répandre dans la tunique.

Les tubes ectodermiques qui partent de l'extrémité inférieure de l'individu, et à l'ensemble desquels SALENSKY donne le nom de *stolon nourricier*, ne se dissocient également que très tard ; on les retrouve, comme le dit cet auteur, après que tous les organes ont disparu ; mais, d'une part, je n'ai pas vu que les stolons ainsi persistants communiquent par anastomose avec ceux des bourgeons, en voie de développement ; de l'autre, les cellules qu'ils renfermaient m'ont toujours paru être des cellules mésenchymateuses inaltérées et non des éléments provenant de l'histolysé.

Tels sont les faits que l'on constate dans la régression des diverses parties des individus. Ils se résument, à mon avis, en une dissociation des éléments anatomiques des divers tissus. La phagocytose n'intervient pas dans cette période. Les cellules ainsi dissociées se réunissent en nombre variable, formant des groupes que nous retrouvons maintenant, isolés dans la tunique, dispersés, quoique cependant plus abondants sur l'emplacement des anciens ascidiozoides. Ces paquets cellulaires n'ont pas, comme on le voit, d'après moi, la signification que leur donne SALENSKY. Celui-ci ne signale de ces groupements que pour les cellules du mésenchyme, qui s'uniraient à une *Prægastralentodermzelle* et en digéreraient en partie le vitellus ; mais ces dernières cellules n'existent pas dans l'individu adulte et l'on retrouve pourtant les paquets cellulaires qui, aux stades de dissociation que nous venons d'étudier, sont incontestablement des débris des divers organes.

Il convient maintenant de suivre l'évolution des divers éléments histolysés. Il en existe, comme nous l'avons dit, dans toutes les colonies : voyons donc quels sont les divers aspects que l'on trouve, en examinant soit des cormus vivants, par dilacération, soit des cormus conservés, sur des coupes, et cherchons à rattacher ces aspects aux productions que nous connaissons déjà.

Evolution des éléments histolysés.

Voyons d'abord quels sont les éléments que l'on rencontre dans la dilacération d'un cormus frais.

I Il y a d'abord ceux qui constituent la tunique, antérieurement à toute histolyse, que nous avons décrits et sur lesquels nous ne revenons pas.

II Les produits de l'histolyse, c'est-à-dire :

1° Des paquets de cellules dont nous venons d'étudier la formation. Sur le vivant ils sont très réfringents, chaque cellule présente un point plus réfringent encore et qui est le noyau ; quand ils ne sont pas encore modifiés, la disposition des cellules est régulière, et ils rappellent l'aspect d'une *morula* (fig. 18 a).

2° Mais à côté d'eux, on en trouve un grand nombre, dont une portion plus ou moins grande est occupée par une masse réfringente, homogène, de forme irrégulière ; sur la périphérie, sont rejetées un certain nombre de petites sphérules, qui sont des débris de noyaux. J'ai représenté (fig. 18 *b*, *d*) de semblables corps, sur lesquels l'étude des matériaux colorés nous donnera plus de renseignements.

Beaucoup de ces corps renferment un pigment jaune verdâtre, réparti d'une façon irrégulière ; ce sont ceux qui proviennent de la dissociation de l'estomac, dont les parois sont ainsi colorées (fig. 18 *b*, *d*).

Enfin, dans ces paquets, il n'est pas rare de rencontrer des grains plus ou moins volumineux de pigment rose (fig. 18).

Tous les éléments précédents sont évidemment de même nature.

3° Une autre série est formée par des éléments dont la taille est assez constante. Ils sont régulièrement sphériques, pourvus d'une membrane, sur le pourtour de laquelle on distingue une petite tache réfringente, que la coloration montre être un noyau. Le contenu de ces sphères est filamenteux ; tantôt on n'y observe que ces filaments, tantôt au contraire, on y reconnaît encore quelques masses plus ou moins déformées.

4° Enfin on trouve encore d'autres éléments sphériques dont l'aspect diffère. Ils ont une membrane mince avec un noyau périphérique. Leur contenu est formé de granules très régulièrement disposés. Quant à la dimension de ces granules, elle varie beaucoup. J'ai représenté (fig. 17 *f*, *g*) quelques-uns des aspects que l'on rencontre. Ces sphères renferment également parfois des fragments du pigment rosé (fig. 17 *g*).

Examinons maintenant des coupes faites dans des cormus conservés (1). Nous avons déjà dit que sur les cormus recueillis, à l'état où les ascidiozoïdes sont complètement développés, les produits d'histolysé sont localisés dans la partie basilaire du cormus (2).

(1) Les méthodes de fixation sont celles indiquées au début (acide acétique cristallisable ou liqueur de Flemming).

(2) On trouve cependant parfois dans ce cas, des larves en voie de développement qui sont en régression. Dans les quelques cas que j'ai observés, la dégénérescence m'a paru se faire suivant les mêmes processus que pour les ascidiozoïdes.

En l'absence des données nécessaires à la détermination de la valeur des coefficients de la fonction de coût, on a pu constater que les dépenses de transport sont en moyenne de 10 à 15 % du chiffre d'affaires.

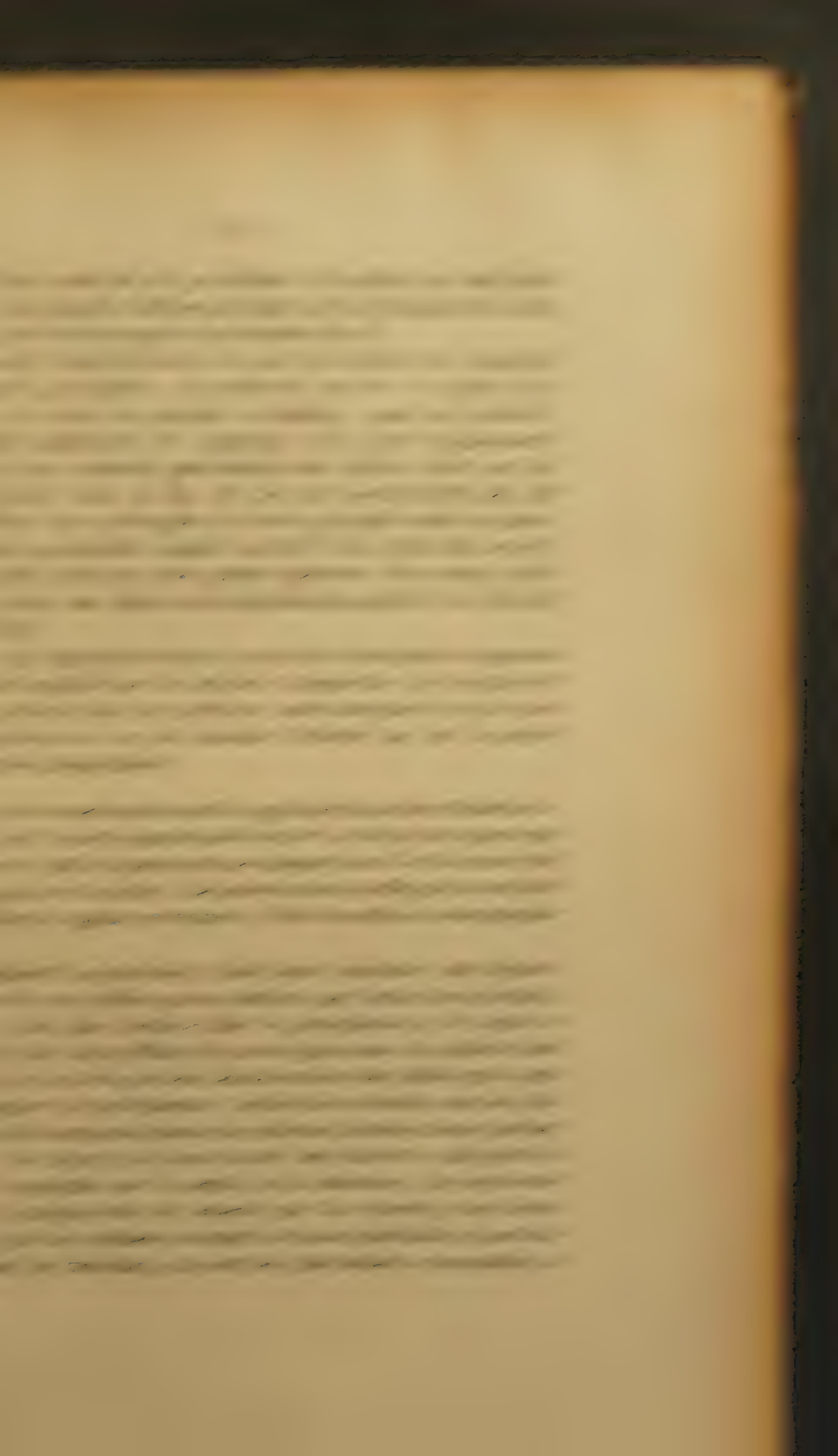
Les dépenses de transport sont en moyenne de 10 à 15 % du chiffre d'affaires. Elles sont en moyenne de 10 à 15 % du chiffre d'affaires.

Il est intéressant de constater que les dépenses de transport sont en moyenne de 10 à 15 % du chiffre d'affaires.

Les dépenses de transport sont en moyenne de 10 à 15 % du chiffre d'affaires. Elles sont en moyenne de 10 à 15 % du chiffre d'affaires.

Les dépenses de transport sont en moyenne de 10 à 15 % du chiffre d'affaires. Elles sont en moyenne de 10 à 15 % du chiffre d'affaires.

Il est intéressant de constater que les dépenses de transport sont en moyenne de 10 à 15 % du chiffre d'affaires.



cause de l'abondance de leur protoplasma ; mais je crois que ces modifications sont générales pour les divers tissus.

Les paquets formés par l'agglomération d'un certain nombre de cellules persistent assez longtemps et les éléments s'en modifient progressivement ; l'individualité des cellules cesse et leurs protoplasmes se fusionnent plus ou moins, ce qui donne les aspects que nous avons figurés (fig. 18) d'après le vivant. On trouve souvent des paquets, dont les divers éléments ont complètement fusionné, et les restes des noyaux sont représentés par de petites vésicules dont la chromatine n'offre plus un réseau régulier (fig. 29 c). En même temps, le protoplasma a généralement pris un aspect filamenteux. Les paquets ainsi modifiés sont presque toujours entourés d'une membrane présentant un noyau. C'est ce que nous avons déjà constaté sur les cormus vivants ; la série des stades rencontrés sur les colonies fixées et coupées me conduit à regarder ces sphères filamenteuses comme provenant des paquets de cellules histolysées. Au reste, il est déjà une catégorie de cellules que nous avons vu se modifier ainsi dès le début, ce sont celles qui constituent les parois des trémas branchiaux ; dès les commencements de l'histolyse, elles se fondent en une masse filamenteuse. Quant à l'enveloppement de ces paquets modifiés par une membrane pourvue d'un noyau, je l'interprète comme un phénomène de nature phagocytaire.

Dans beaucoup de cas, du reste, les paquets de cellules ne restent pas entiers, mais il s'en sépare des fragments homogènes, ayant assez bien l'aspect du vitellus ; or, on trouve un grand nombre de ces fragments, à l'intérieur de cellules amœboïdes à parois et à noyaux parfaitement nets (fig. 30). Je vois encore là une phagocytose, de même ordre que la précédente, mais portant sur des fragments des amas cellulaires au lieu de porter sur la totalité.

Enfin, dans les plages, où les éléments que je viens de décrire sont nombreux, on voit beaucoup de cellules, creusées d'une grande vacuole dont le contenu est filamenteux (fig. 30). Je les regarde comme résultant de la transformation des précédentes ; la substance englobée s'est modifiée comme dans le cas des paquets cellulaires restés entiers.

Les sphères filamenteuses, que nous avons déjà signalées dans l'étude des cormus vivants, seraient donc le produit de la transformation, soit de paquets cellulaires entiers, soit de fragments de

ceux-ci englobés par des cellules phagocytaires. Ces sphères sont extrêmement nombreuses dans la tunique de toutes les colonies; elles formaient une forte proportion des éléments d'histolyse dans la jeune colonie que j'ai décrite plus haut (p. 43) et dans tous les cas que j'ai observés. Elles sont généralement accumulées dans certaines régions.

Cet aspect filamenteux, que j'avais du reste constaté sur le vivant, je l'ai retrouvé sur les cornus fixés à l'acide acétique ou au liquide de FLEMING; je ne saurais donc le regarder comme un produit de l'action d'un réactif spécial. A quelle modification chimique correspond-il? Est-il le résultat d'une digestion par la cellule englobante? Je ne saurais le dire.

2 Une autre catégorie d'éléments, que l'on rencontre en abondance dans tous les cornus, et qui est selon moi un produit de l'histolyse, est formé par des sphères que nous avons déjà décrites et figurées, (fig. 17 /, g) dans l'énumération des observations faites sur le vivant (1); leur contenu est formé de granules régulièrement placés les uns à côté des autres. Les auteurs précédents ne les ont pas signalés, pas plus que les éléments à contenu filamenteux. Ces granules sont de tailles diverses et de nombre également variable. Il résulte nettement de l'étude *in vivo*, qu'ils sont englobés dans une cellule; sur les matériaux fixés (fig. 31), chacun présente deux points colorés extrêmement fins. Je n'ai que très rarement vu un mélange, à l'intérieur d'une même sphère, de filaments et de granules; assez souvent, on rencontre à côté de ces granules, des fragments de pigment rosé, dont ils ne diffèrent pas énormément, ayant à peu près la même réfringence. J'ai été très embarrassé par cette catégorie de formes et je crois qu'elles résultent aussi de la transformation des produits histolysés, englobés par des cellules phagocytaires; la présence du pigment à côté des granules s'expliquerait également par une phagocytose. Du reste, le pigment se rencontre dans les paquets cellulaires qui se forment lors de l'histolyse (fig. 18). La disposition régulière des granules, que l'on constate surtout sur des matériaux frais, et la régularité de l'action des colorants, pourraient faire songer à voir dans ces productions un parasite qui se rencontrerait dans les cornus de *Distaplia*: mais je n'ai jamais rien observé qui parût en être une modification.

(1) 4° p. 49.

Les cellules qui renferment ces granules, pas plus d'ailleurs que celles dont le contenu est filamenteux, ne pénètrent jamais dans les individus : elles restent agglomérées dans la tunique commune, et, en beaucoup d'endroits, on en trouve dont le contenu est complètement décoloré et qui paraissent destinées à périr.

Je ne vois donc aucune raison déterminante de regarder ces produits comme parasitaires. Je ne puis cependant me prononcer en toute affirmation sur leur nature. Je crois qu'ils représentent des substances phagocytées, qui, soit parce qu'elles seraient différentes, soit parce qu'elles seraient soumises à des cellules différentes, au lieu d'évoluer en une masse filamenteuse deviendraient un amas de petits granules.

Ainsi donc les cellules histolysées, composant les paquets à aspect de *morula*, ne redeviendraient pas des cellules mésenchymateuses mais dégénéreraient ; leurs débris seraient ultérieurement absorbés par des phagocytes et donneraient, soit les sphères à contenu filamenteux, soit les sphères à contenu granuleux que nous venons d'étudier. En tout cas ces éléments ne pénétreraient pas dans les individus non histolysés ou dans les bourgeons en voie de développement. Leur transformation, à l'intérieur des cellules englobantes, est peut-être une digestion profitable à toute la colonie, peut-être aussi une simple élimination ; car on retrouve souvent des amas de ces corps complètement décolorés, ayant plus ou moins fusionné et ayant l'aspect de corps étrangers dans le cormus.

J'ai dit aussi plus haut que je n'avais pas observé l'anastomose des tubes ectodermiques des bourgeons avec ceux d'individus tombés en dégénérescence ; je ne crois donc pas qu'on puisse leur donner le nom de *stolons nourriciers*, au moins, pour les raisons qu'invoque SALENSKY. Il est cependant une particularité de ces tubes, que je regarde comme en rapport avec la nutrition des individus. Leur extrémité plonge le plus souvent au milieu des matériaux en histolyse et, sur les coupes, on les trouve entourés, soit de masses ayant l'aspect du vitellus, soit de paquets cellulaires à forme de *morula*, en dégénérescence plus ou moins avancée, soit de sphères filamenteuses ou granuleuses. Ils sont formés uniquement par l'ectoderme ; à leur intérieur, on constate des cellules mésenchymateuses ; les deux tubes appartenant à un même individu sont soudés entre eux jusqu'à leur extrémité proximale ; sur la coupe, ils présentent l'aspect représenté

par la figure 33. Or les cellules ectodermiques, et surtout dans la partie rétrécie, présentent toujours des prolongements irréguliers, qui viennent s'enchevêtrer souvent dans les masses en dégénérescence situées au voisinage (fig. 35). Je ne pense pas qu'on puisse attribuer cet aspect à une mauvaise fixation, car il se retrouve sur les individus dont les organes sont le mieux conservés. Dans les matériaux fixés au liquide de FLEMMING, on constate presque toujours, en ces points, de nombreuses inclusions brunes (fig. 34) dans les cellules. Je suis très enclin à penser que ces diverses dispositions sont en rapport avec un rôle nutritif joué par les stolons; ceux-ci digéreraient les matériaux en dégénérescence placés au voisinage et les prolongements cellulaires dont j'ai parlé, serviraient peut-être à englober ces débris plus ou moins complètement. En tout cas, ces prolongements sont développés, surtout dans les points où existe une accumulation de débris histolysés.

D'ailleurs, la nutrition du bourgeon doit se faire par l'intermédiaire de l'ectoderme; il ne renferme aucune réserve et ne présente aucun orifice; c'est par l'intermédiaire des cellules ectodermiques qu'il peut s'alimenter. ULJANIN, dans le cas de *Doliolum*, admet aussi que la nutrition des bourgeons fixés sur l'axe de la nourrice se fait par leur pédoncule ectodermique. Ici, de plus, l'ectoderme n'est plus un tissu de revêtement, mais il est plongé lui-même dans la tunique commune, où les nombreuses destructions cellulaires, qui sont la conséquence de l'histolyse, accumulent des matières nutritives. Enfin, en dehors des Tuniciers, on a cité quelques cas de nutrition par l'ectoderme. METCHNIKOFF (75) a décrit une phagocytose par l'ectoderme des individus histolysés de *Plumularia Setacea* ELLIS. Tout récemment, FAUSSEK (29) a décrit également une digestion effectuée par les cellules ectodermiques du manteau des *Glochidium*, quand ces larves se sont fixées sur un poisson. Je n'ai pas observé dans le cas présent de phagocytose proprement dite, en ce sens que je n'ai pas retrouvé, à l'intérieur des cellules d'un stolon, des éléments absolument reconnaissables, pour ceux qui existaient à l'extérieur; mais le fait de l'existence sur les cellules ectodermiques des prolongements à aspect pseudopodique, enveloppant plus ou moins ces matériaux, et l'existence d'inclusions dans les cellules elles-mêmes, me portent à croire qu'elles exercent une digestion sur les matériaux voisins et que ce phénomène peut être considéré comme une phagocytose.

§ 5. Conclusions.

En résumé, l'histolyse des individus consiste essentiellement en une dissociation des éléments cellulaires ; je n'ai pas constaté dans ce phénomène une intervention active et primordiale des phagocytes.

Les matériaux histolysés se groupent pour la plupart, en paquets d'un nombre variable de cellules qui, après la rupture de l'ectoderme, se dispersent dans la tunique commune. Les éléments qui composent ces paquets, subissent une dégénérescence, et tantôt restent groupés, se fusionnent même ; tantôt les masses ainsi formées se séparent en fragments.

A cet état ils sont, plus ou moins tardivement, englobés par des phagocytes, dont le contenu a tantôt un aspect filamenteux, tantôt un aspect granuleux. Je n'affirme pas du reste que cette modification soit le résultat d'une digestion véritable de la part de la cellule englobante.

Les produits ainsi englobés ne pénètrent pas dans de nouveaux individus mais paraissent se décolorer progressivement et être éliminés du cormus.

La phagocytose serait donc la règle générale de la disparition des matériaux de l'histolyse qui ne reviendraient pas à l'état de cellules indifférenciées.

Enfin, j'ai signalé la possibilité d'un rôle actif dans la disparition de ces débris cellulaires, par les tubes ectodermiques des divers individus de la colonie. Ces conclusions comme on le voit diffèrent assez notablement de celles de SALENSKY. Je ne me dissimule pas d'ailleurs que beaucoup de points mériteraient d'être élucidés plus complètement ; mais les méthodes dont nous disposons ne permettent que des résultats partiels, souvent difficiles à interpréter. C'est pour ces raisons que j'avais cru intéressant de poursuivre ces recherches après la publication de SALENSKY, dont je ne voudrais diminuer ni l'intérêt, ni le mérite, et de nouveaux travaux sont encore désirables, pour achever de porter la lumière sur ces phénomènes importants dans la biologie générale.

§ 6. Appendice.

Je rattache à cette étude sur l'histolyse dans *Distaplia rosea*, quelques observations que j'ai faites sur les organes génitaux de *Distaplia magnilarva*. C'est cette espèce surtout qui a été étudiée par DELLA VALLE, ULJANIN, LAHILLE, SALENSKY. Les phénomènes d'histolyse y sont de même nature que chez *Distaplia rosea*.

Les auteurs ont constaté, qu'à la différence de cette dernière espèce, les individus d'un cormus de *D. magnilarva* ne présentent jamais à l'état de développement que l'une des deux glandes sexuelles. Une colonie, à un moment donné, est tout entière mâle ou tout entière femelle. ULJANIN (114), qui a pu en faire vivre pendant longtemps en aquarium, déclare, sans y insister, que le même cormus est successivement mâle puis femelle, et il conclut que la même succession d'états se produit sur les individus, où le testicule se développerait en premier lieu, l'ovaire ensuite.

Mes observations ne concordent pas avec ces résultats. En examinant des cormus de diverses grosseurs, j'ai constaté les faits suivants :

1° Tous les individus d'un cormus sont du même sexe.

2° Sur les individus adultes des cormus mâles, il n'y a rigoureusement aucune trace d'ovaire ; on ne retrouve d'ovules, ni par l'examen *in toto*, ni par l'étude de coupes sériées. — De même, sur les individus adultes femelles, il n'y a pas trace de testicule. Or si les individus étaient successivement mâles puis femelles il serait surprenant que dans tout un cormus, aucun ne présentât, à côté du testicule, un rudiment d'ovaire.

3° Si l'on examine de jeunes bourgeons, où cependant les divers organes sont déjà ébauchés (fig. 49), on les trouve hermaphrodites, mais :

a dans un cormus mâle, les bourgeons, même très petits, ont un testicule bien développé, à côté duquel on trouve quelques ovules rudimentaires. Toutes les vésicules spermatiques sont bien formées. J'ai représenté (fig. 50) les organes génitaux d'un bourgeon mesurant 0,^{mm}8 (l'adulte mesure 6^{mm}).

Les ovules sont d'autant plus rares que les bourgeons sont plus âgés; de plus ils régressent. L'examen des coupes montre qu'ils sont en voie de dégénérescence; le protoplasma formant normalement, dans ces stades jeunes, un réticulum granuleux, serré et très colorable, y prend l'aspect du vitellus des ovules âgés. Il y a une véritable histolyse de ces ovules et très probablement phagocytose ultérieure.

b dans un cormus femelle, les phénomènes sont inverses. Le testicule des bourgeons disparaît très vite, tandis qu'il y a développement précoce de l'ovaire. La fig. 51 représente les organes génitaux d'un bourgeon mesurant 0,^{mm}8, c'est-à-dire identiquement de même taille que celui de la fig. 50, et on n'y distingue aucune trace de glande spermatique.

Il y a donc eu ici régression du testicule; elle a lieu à des stades très jeunes, où, histologiquement, les cellules génitales mâles ne peuvent se distinguer des globules sanguins. Je n'ai pas constaté de traces de dégénérescence graisseuse des cellules et j'estime qu'elles retournent à l'état de cellules mésenchymateuses.

Ceci se voit, avec la même netteté, sur tous les bourgeons des divers cormus que j'ai examinés. Il me paraît difficile de concilier ces faits avec l'opinion d'ULJANIN. Car, dans les cas d'hermaphrodisme successif, c'est, pour une même espèce, toujours la même glande génitale qui se développe en premier lieu; et, de plus, l'ébauche de l'autre n'existe pas au début pour disparaître complètement ensuite. Il me semble, au contraire, qu'il y a là un retour de l'état hermaphrodite à l'état unisexe; ce retour est difficile à expliquer, étant donné que l'éthologie de *Distaplia magnilarva* n'est en rien différente de celle des espèces voisines hermaphrodites. Il n'en n'est pas moins vrai qu'un cormus entier a, au moins temporairement, un sexe parfaitement déterminé. Dans quelle mesure cette sexualité se maintient-elle? Après qu'un certain nombre de bourgeons et de générations d'ascidiozoïdes ont évolué vers un sexe, s'en produit-il une série d'autres qui prennent le sexe opposé? C'est ce qu'il faudrait observer avec précision sur des cormus en captivité? Les observations d'ULJANIN me paraissent insuffisantes, n'ayant pas été spécialement faites en vue de ce point.

J'ajoute que je regarde naturellement cet état unisexué comme secondaire, et succédant à l'hermaphrodisme, qui est la règle chez tous les Tuniciers et dont un vestige existe ici dans l'organisation du bourgeon jeune.

Il serait intéressant d'examiner, à ce point de vue, d'une façon soignée les diverses espèces où l'on n'a pas trouvé les deux glandes simultanément développées : HERDMAN a signalé dans les matériaux du *Challenger* un certain nombre de ces cas. L'examen comparé des divers ascidiozoïdes et bourgeons d'un assez petit nombre de cormus, donnerait déjà des renseignements importants.

III.

HISTOLYSE DANS D'AUTRES ASCIDIES COMPOSÉES.

Les représentants des autres familles d'ascidies composées de la faune de Wimereux ne sont pas aussi favorables que *Distaplia* à l'étude de l'histolyse. J'ai cherché cependant à suivre l'élimination des individus vieillis, dans un certain nombre de cas.

Didemniadæ.

Dans cette famille, j'ai surtout étudié *Diplosoma gelatinosum* ; les phénomènes que j'ai vus ensuite sur *Leptoclinum gelatinosum* étaient absolument comparables.

Il n'est pas rare, quand on observe les ascidiozoïdes d'un cormus de *Diplosoma*, d'en trouver qui, à côté d'un thorax bien développé, en présentent un autre en dégénérescence. On peut se rendre compte, en premier lieu, que cette masse en histolyse est toujours parfaitement bien délimitée des régions voisines de la tunique. Sur les coupes il en est de même ; j'ai représenté (fig. 80) à un faible grossissement, une section, dans une semblable association. Avec de forts objectifs, on reconnaît les divers éléments qui se dissocient ; les fibres musculaires ont pris le même aspect que dans *Distaplia* : un grand nombre de ces éléments s'engagent dans le tube digestif.

Quand la dégénérescence s'avance, la masse devient plus petite, elle s'isole davantage de l'individu et forme un amas nettement circonscrit dans la tunique. Une coupe à ce stade (fig. 42) montre les cellules complètement isolées les unes des autres ; les noyaux y ont subi des altérations profondes ; la première est la disparition du réseau chromatique ; la chromatine paraît former une couche continue sur toute la surface ; dans d'autres cas, qui correspondent probablement à un stade plus avancé de la dégénérescence, le noyau n'est plus qu'une sphérule, dont la coloration par le carmin est uniforme et intense ; enfin sa forme devient irrégulière. Autour de ces noyaux en dégénérescence, on voit de petits amas irréguliers qui dérivent de l'altération et de la fusion de plusieurs corps cellulaires. Ces débris ont une tendance à se grouper à l'intérieur d'espaces vacuolaires ; de place en place, on trouve dans ces amas, des noyaux n'ayant aucun caractère de dégénérescence et qui sont d'aspect identique à ceux des cellules de la tunique. Enfin, à un stade plus avancé encore (fig. 43), on ne trouve plus que quelques débris de noyaux, et l'ensemble des masses en dégénérescence est réparti dans des espaces vacuolaires, toujours nettement séparés de la tunique. Le nombre des noyaux identiques à ceux des cellules mésenchymateuses a augmenté dans ces régions. Ces amas disparaissent ainsi peu à peu, et sont probablement phagocytés progressivement par les cellules immigrantes.

Il y a donc successivement dissociation, puis dégénérescence, et en dernier lieu, sans que je puisse expressément l'affirmer, phagocytose. En tout cas, les cellules mises en liberté ne reviennent pas à l'état de cellules mésenchymateuses et ne pénètrent pas dans la cavité générale des individus.

La dégénérescence de la partie abdominale des individus paraît être beaucoup plus rare et je ne l'ai pas étudiée.

Botryllidæ.

Je ne dirai que peu de choses de l'histolyse dans cette famille. Ses représentants à Wimereux (*Botrylloïdes*) sont peu favorables à ces recherches. Cependant, dans la plupart des colonies, on trouve, à l'intérieur des ampoules qui terminent les tubes ectodermiques, des

éléments qui proviennent nettement de la dégénérescence d'individus. On voit fréquemment des cellules, à noyau parfaitement net, renfermant à leur intérieur un certain nombre de corpuscules fortement colorés qui sont incontestablement des cellules englobées. A côté de ces éléments, on trouve souvent aussi de jeunes cellules ovulaires entourées de trois ou quatre cellules folliculaires ; parmi elles, il en est qui me paraissent être également en voie de régression ; leur coloration est diffuse.

Les *Botryllidæ* présentent, comme on le sait, des paquets de grosses cellules pigmentaires, disposés régulièrement de chaque côté de l'endostyle, entre les rangées de fentes branchiales. En examinant ces cellules pigmentaires sur les coupes, on y voit souvent des débris, qui sont peut-être des matériaux cellulaires en dégénérescence ; le pigment résulterait en partie de la phagocytose d'éléments histolysés ; mais je ne donne aucune affirmation sur cette question qui exigerait une étude sérieuse sur des matériaux favorables. Il y aurait lieu de compléter sur eux les renseignements que nous possédons déjà par les travaux de PIZON (87) et de SALENSKY (98).

Polycliniadæ.

J'ai étudié l'histolyse sur *Circinalium conrescens*, *Morchellium Argus* et *Glossophorum luteum*. Mes observations sont relatives surtout à ce qui arrive au moment de l'hivernage. Nous avons vu que le post-abdomen se sépare complètement du thorax et de l'abdomen. Les organes dans ces parties conservent encore assez longtemps leur structure. Puis il survient une dissociation générale des éléments cellulaires. Elle commence dans la région branchiale ; l'épithélium intestinal ne se rompt qu'ultérieurement. Dans le tube digestif, on trouve fréquemment un grand nombre de cellules provenant de la branchie.

L'épithélium intestinal lui-même se dissocie à son tour. Les noyaux des cellules, ainsi mises en liberté, présentent les modifications que nous avons vues dans les cas précédents : tantôt le réseau chromatique est remplacé par une couche uniforme, répartie sur toute la surface ; tantôt la taille du noyau diminue, et il prend une coloration de plus en

plus intense (fig. 39). Au début du phénomène, on peut encore se rendre compte qu'elle est répartie sur un réseau, mais plus tard elle est uniforme ; les cellules ainsi modifiées sont éparées dans la cavité de la tunique occupée par l'individu : l'ectoderme persiste longtemps et je n'ai rien vu qui autorise à admettre une immigration de cellules de la tunique à l'intérieur de l'individu dégénérant. D'ailleurs, les parties du cormus, où j'ai étudié cette régression, chez *Morchellium* et chez *Circinalium*, sont caduques et la vitalité de la tunique, par suite sa réaction sur les individus en dégénérescence est très faible. Pour la plupart des ascidiozoïdes, les phénomènes ne vont probablement pas plus loin que cette dissociation des cellules et cette dégénérescence des noyaux ; quand, au contraire, le cormus continue à vivre, peu à peu les noyaux se décolorent, et l'on trouve des cas, où la tunique renferme des masses, qui ne sont autre chose que les paquets de substances non digérées, qui étaient restées dans le tube digestif lors de l'histolyse. Elles sont entourées d'une auréole, où l'on distingue les restes des noyaux faiblement colorés. Ceux-ci disparaissent donc peu à peu, et, dans les colonies où la vitalité est active, sont peut-être, à ce moment, absorbés par des cellules phagocytaires de la tunique ; mais il est très difficile de trouver des individus en dégénérescence, sur les cormus en pleine activité et je n'ai pu pousser plus loin cette étude.

Sur *Glossophorum luteum*, j'ai pu constater dans un cas, l'histolyse d'un individu que je regarde comme l'oozoïde : la colonie ne renfermait que trois individus et un bourgeon ; deux étaient en parfait état, dans le troisième les tissus de la branchie étaient complètement dissociés, et beaucoup de noyaux présentaient les altérations que nous avons décrites plus haut. L'épithélium digestif était encore intact. Il s'agissait donc du début du phénomène ; à ce moment, il n'y avait aucune phagocytose visible.

Sur la même espèce, j'ai fait des observations sur les cormus recueillis en hiver : la partie ayant renfermé les individus de l'été n'est pas caduque comme pour les ascidies précédentes et l'on pouvait espérer y trouver des indications précises sur la disparition des ascidiozoïdes. Je n'ai pu cependant arriver à élucider complètement la question.

J'ai constaté des modifications se ramenant à deux types :

1° Dans l'un, la branchie perd peu à peu ses orifices et forme une lame continue, où on ne distingue plus que très difficilement les noyaux et les cils vibratiles ; le tube digestif est rempli de matières étrangères, qui l'ont dilaté et déformé, et ses diverses régions ne sont plus distinctes.

L'altération de la branchie et la non électivité des tissus pour les colorants ne me fait pas douter que ces individus ne soient en dégénérescence ; peut-être la dissociation de leurs éléments ne se fera-t-elle qu'ultérieurement.

J'ai observé sur le vivant, des aspects qui répondent parfaitement à cet état. Sur les cormus où les individus sont normaux, on peut distinguer facilement les rangées de fentes branchiales et voir les cils battre, par le simple examen d'une coupe épaisse ; dans ce cas, au contraire, on n'observe qu'une masse continue assez fortement pigmentée qui correspond à cet état dégénéré du treillis branchial.

2° Dans l'autre cas, l'histolyse donne les mêmes aspects que pour les ascidies précédemment étudiées. Mais ici, les phénomènes observés, sur les cormus recueillis pendant l'hiver, sont difficiles à interpréter, parce que souvent la dégénérescence atteint des individus jeunes tout entiers et même des bourgeons ; de telle sorte qu'on se trouve en présence de phénomènes très probablement pathologiques, dont la cause la plus vraisemblable est le froid. Ces altérations ne peuvent d'ailleurs être attribuées à la méthode de fixation ; elle est identique à celle qui fixe admirablement les cormus de l'été.

La coloration des tissus par les réactifs est alors très capricieuse ; d'une façon générale, les cellules se sont isolées les unes des autres ; elles se groupent secondairement, de place en place, en paquets. Les cellules musculaires, comme dans tous les cas précédents, sont transformées en éléments courts et très renflés, et séparées les unes des autres. Sur des individus, où cette altération remonte à peu de temps, les éléments remplissent complètement la cavité branchiale ; mais le contour de l'individu lui-même reste bien délimité ; au contraire, quand l'histolyse date déjà d'assez longtemps, les débris de l'ascidiozoïde forment une masse compacte, de forme irrégulière, entamée par des prolongements de la tunique ; dans celle-ci, au voisinage de

l'individu histolysé, on voit alors de nombreux petits amas isolés, dont quelques-uns paraissent être englobés par des cellules mésenchymateuses. Je ne doute pas qu'il n'y ait là une phagocytose, et que les restes des individus ne disparaissent ainsi peu à peu ; mais l'origine de ces régressions semble surtout pathologique ; les cormus présentant ces phénomènes ne paraissent pas nécessairement périr ; les bourgeons qu'ils renferment à leur base sont normaux ; assez souvent même, les phénomènes de cette dégénérescence ne s'observent que sur une portion de la surface. Je les ai rencontrés dès le mois d'octobre.

Quant aux inclusions dans des cellules de la tunique, je les ai retrouvées aussi dans des cormus recueillis l'été ; et elles peuvent avoir la même origine ; mais pour *Glossophorum*, il est, comme pour *Circinalium* et *Morchellium*, très difficile de trouver des individus en histolyse ; ce ne sont pas des formes favorables à cette étude. C'est aussi comme une phagocytose que MAURICE (72) a interprété des aspects semblables dans la tunique de *Fragarium* (*Fragaroides aurantiacum*) ; mon opinion diffère seulement de la sienne en ce que, au moins dans le cas général, l'histolyse qui aurait précédé cette phagocytose ne s'étendrait qu'au thorax et à l'abdomen des individus, le post-abdomen s'étant préalablement isolé pour former des bourgeons (1).

La séparation du post-abdomen, d'avec le reste de l'individu, forme un vide dans la tunique ; mais il est bientôt comblé, et sur les coupes, on observe, à cet endroit, une cellulose un peu moins compacte, ayant une teinte plus pâle : elle a été secrétée par les cellules de la tunique ; on les voit, disposées en séries circulaires, délimitant nettement l'emplacement ancien du post-abdomen, et, en dedans de ces cercles, quelques-unes sont éparées dans la cavité nouvellement formée (fig. 40). Il ne saurait être question, dans ce cas, d'une sécrétion de la tunique par l'ectoderme. Il convient d'ailleurs de rapprocher ce fait de ce que l'on constate, sur les

(1) Parmi les cellules de la tunique de *Circinalium*, il en est dont le contenu est entièrement formé par des granulations régulières, égales entre elles, noircissant par l'acide osmique, insolubles ensuite dans les réactifs usuels. J'ai figuré une pareille cellule (fig. 41a). On en trouve dans tous les cormus.

cormus de *Glossophorum*, recouverts par un *Leptoclinum*. Ils réagissent par une croissance parallèle à celle du *Leptoclinum*, de façon que celui-ci ne recouvre pendant longtemps que leurs faces latérales ; quand il tend à s'étaler sur la surface supérieure, la tunique de *Glossophorum* s'accroît énormément, du côté où le recouvrement a lieu, et la zone portant les orifices des ascidioïdes recule progressivement. En coupant ces cormus, on trouve ainsi un vaste espace ne renfermant que de la cellulose sans aucun individu ; elle ne peut avoir été secrétée que par les cellules mésenchymateuses qu'on y rencontre.

IV.

HISTOLYSE DANS LE POST-ABDOMEN DES POLYCLINIADÆ

Le post-abdomen des *Polycliniadæ* est, comme on sait, un tube divisé par l'épicarde en deux parties, l'une dorsale, l'autre ventrale ; à la partie inférieure se trouve le cœur. Dans le compartiment dorsal, sont placés les organes génitaux : l'ovaire à l'extrémité supérieure, les ampoules testiculaires au-dessous, formant une grappe, tout le long d'un canal déférent longitudinal. Les organes génitaux sont développés pendant l'été ; à ce moment, la cavité du post-abdomen est remplie par le liquide sanguin, dans lequel flottent des globules ou cellules mésenchymateuses ; dans la plupart des espèces, on en rencontre qui sont incolores et d'autres qui sont pigmentés. Pendant l'hiver, au contraire, les post-abdomens, qui se sont séparés de la partie supérieure des individus, ne présentent plus d'organes génitaux ; ou plutôt, ceux-ci sont réduits à un mince cordon cellulaire périphérique où, de place en place, sont différenciés des ovules primordiaux. Toute la cavité du post-abdomen est occupée par un tissu de réserves qui lui donne une couleur rouge brique dans la plupart des espèces. Comment s'est faite la transformation de ce post-abdomen, la disparition des organes génitaux qu'il renferme ? Jusqu'ici, on s'est contenté de signaler les deux états, sans cher-

cher par quels processus on passe de l'un à l'autre. GIARD (34) seul, étudiant les mêmes animaux dans des circonstances analogues, a posé cette question. Il observait la régénération des cormus de *Morchellium Argus*, dont il avait coupé la partie supérieure, renfermant le thorax et l'abdomen des individus. Dans cette régénération, « les cellules de l'ovaire, au lieu de se transformer en ovules, » subissent une dégénérescence grasseuse; il y a une véritable » nécrobiosé et toute la masse n'est bientôt plus constituée que » par de petits amas polyédriques d'une substance granuleuse qui, » à la lumière réfléchie, présente une belle teinte orangée, tandis » qu'elle est d'un brun verdâtre, à la lumière transmise. » Sauf cette courte indication, empruntée à une circonstance différente, et sur laquelle nous revenons plus loin, nous ne trouvons rien sur l'histolyse des produits génitaux chez les Aplidiens. Au surplus cette question n'a pas été étudiée davantage chez les autres Tuniciers. Et pourtant elle doit s'y présenter. Divers observateurs, notamment VAN BENEDEN ET JULIN, CHABRY etc., ont été frappés par le grand nombre de segmentations anormales qu'offrent diverses ascidies simples, à la fin de la saison de ponte. Cela dénote là aussi une altération des glandes génitales.

Dans la plupart des groupes du règne animal, cependant, l'attention des auteurs a été vivement attirée sur les phénomènes de régression des produits génitaux; mon intention n'est pas de faire ici un historique minutieux des travaux qui y ont été consacrés, mais je crois bon, avant de décrire ce que j'ai observé chez les Aplidiens, de montrer quels sont les problèmes généraux soulevés par l'étude de ces questions et quel esprit doit y être apporté.

Je ne retiens donc que les faits principaux, renvoyant du reste, pour une bibliographie plus complète, aux mémoires de VON BRUNN (15), SCHOTTLÄNDER (102), FLEMMING (30), BARFURTH (4), P. MINGAZZINI (79) et HENNEGUY (42).

La régression des ovules a été étudiée surtout chez les Vertébrés. PFLÜGER (84) a établi le premier que, chez les Mammifères, il y a normalement dégénérescence d'un certain nombre d'ovules; cette dégénérescence est grasseuse, et dans l'ovule émigrent des cellules de la granulosola, à l'intérieur du vitellus; ces cellules, suivant lui, contribuent à la résorption du vitellus; elles sont par rapport à lui « etwa wie ein Pilz, dem Organismus auf welchem er schmarotzt ».

Ces phénomènes, revus par beaucoup d'auteurs, furent interprétés de façons fort diverses. Les uns [LINDGREN ⁽¹⁾, BONNET (11), etc...] n'y virent même pas une régression de l'ovule, mais une absorption par lui, des cellules des enveloppes; pour BEDDARD (6,7), les cellules folliculaires incorporeraient à l'œuf les matières vitellines et se dissoudraient ensuite.

D'autres auteurs confirmèrent l'interprétation de PFLÜGER. Tel sont SLAVJANSKI, qui donna à ce phénomène le nom d'*atrésie* du follicule, et VAN BENEDEN (8); VON BRUNN (15) étudia l'atrésie sur l'ovaire du moineau et conclut à une destruction de l'épithélium folliculaire, ainsi qu'à une immigration de leucocytes dans le vitellus.

FLEMMING (30) découvrit dans l'atrésie, chez la lapine, une série de faits nouveaux, tant pour le follicule que pour l'ovule proprement dit; dans le follicule, les noyaux des cellules subissent la dégénérescence que FLEMMING a appelée la *chromatolyse*, et qui consiste en une dissolution de la chromatine ⁽²⁾ dans le noyau, qui devient un amas chromatique compact et irrégulier, de dimension variable, se fragmentant et se dissolvant ultérieurement dans le *liquor folliculi*. Il signalait en même temps le fait curieux d'une figure de division karyokinétique, présentée par la vésicule germinative des ovules en voie d'atrésie.

Ces travaux et les suivants mettent en évidence la diversité des modes de dégénérescence de l'ovule et du follicule. FLEMMING a encore décrit une dégénérescence hyaline, où le vitellus prend un aspect homogène, finement granuleux; tout récemment HENNEGUY a signalé une dégénérescence par fragmentation, accompagnée de phénomènes karyokinétiques analogues à ceux signalés par FLEMMING et SCHOTTLÄNDER (102).

Le rôle et la destinée des cellules folliculaires et des leucocytes sont également discutés. Dans certains cas, il semble que les cellules du follicule disparaissent dès le début de l'atrésie (VAN BENEDEN, SCHOTTLÄNDER, BARFURTH): pour d'autres auteurs, conformément à

(1) LINDGREN — Ueber das Vorhandensein von wirklichen Porenkanälchen in der Zona pellucida, etc... — *Arch. f. Anat. und. Entw.*; 1877.

(2) Dans sa dernière revue des travaux sur la cellule (*Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, T. III) FLEMMING continue, en l'absence de réactions vraiment précises, à désigner par le mot *chromatine*, toutes les parties colorables du noyau. J'ai fait de même ici.

L'opinion de PFLÜGER et de VON BRUNN, elles ont un rôle actif. RUGE (93) sur *Siredon pisciformis* et *Salamandra maculosa*, les décrit, pénétrant dans le vitellus et l'absorbant ainsi que le pigment ; il s'y joindrait des leucocytes, émigrés des vaisseaux et jouant le même rôle ; puis les unes et les autres périraient à leur tour, laissant le pigment. P. MINGAZZINI (79), sur un certain nombre de reptiles et de batraciens, décrit aussi l'immigration du follicule, à l'intérieur de l'ovule. HENNEGUY a observé des cellules folliculaires dans le vitellus, mais assez rarement dans l'œuf des Mammifères.

De l'ensemble de ces recherches sur les Vertébrés, il résulte que normalement un certain nombre d'ovules avec leurs follicules dégénèrent ; que le mode de régression du follicule et du vitellus est varié ; qu'enfin le follicule et, dans certains cas, les leucocytes pénètrent à l'intérieur de l'ovule pour contribuer à la résorption, phénomène que nous considérerons comme une phagocytose.

Chez les Invertébrés, la destruction des ovules a été également étudiée dans divers groupes d'animaux. Je rappelle d'abord les cas où un certain nombre d'ovules sont normalement absorbés par une autre cellule ovulaire pour constituer un œuf définitif ; c'est ce que WEISMANN a étudié sur les Daphnies, ce que GIARD (38) a signalé chez la Sacculine, chez une Annélide, *Ophryotrocha puerilis*, [phénomène récemment réétudié par KORSCHOLT (55) et par BRAEM (14)]. A côté de ceux-là, on a observé toute une série de dégénérescences dont on a en partie éclairci le mécanisme.

LEYDIG (65) en a donné quelques exemples chez les Hirudinées, revus depuis par O. HERTWIG (45) et par A. SCHNEIDER (101) sur *Aulastoma vorax*, etc. Le dernier auteur a constaté qu'un certain nombre d'ovules étaient pénétrés par les cellules amœboïdes au contact desquelles le vitellus était transformé en une accumulation de petites sphérules. Ces cellules amœboïdes se montraient remplies de granulations et de corps ayant l'aspect des graisses.

RUSSO (94) chez plusieurs Ophiures (*Ophiotryx fragilis*, *Ophioderma longicauda*, *Ophiomyxa pentagona*), MALAQUIN (71) chez un Syllidien (*Exogone*), etc., signalent aussi la dégénérescence d'ovules mûrs ou en voie de développement. GIARD (36) a signalé une curieuse transformation des glandes génitales des Oursins, qui est marquée par la production d'un grand nombre de cristaux de phosphate de chaux, après la période d'activité de ces glandes.

Les phénomènes régressifs sont aussi généraux dans la glande mâle et ont été aussi fréquemment étudiés. NELSON et MEISSNER (1) vers 1850 signalaient dans certains Nématodes la dégénérescence graisseuse des spermatozoïdes non expulsés ; LA VALETTE-ST-GEORGES (115) la retrouva sur le hanneton, NUSSBAUM (81) sur la grenouille. KEHRER (2) la réalisa expérimentalement chez le lapin en liant le canal déférent.

A. SCHNEIDER (101) sur les Hirudinées, a décrit une destruction des spermatozoïdes par les cellules amœboïdes, analogue à celle des ovules.

Enfin, dans ces dernières années, les observations ont été nombreuses et je me contente de signaler les mémoires de HERMANN (44), de BARFURTH (3), de D'ANNA (1), qui décrivent en général une dégénérescence graisseuse. Récemment TETTENHAMER (111), étudiant la régression des follicules spermatiques dans *Salamandra maculosa*, a vu l'apparition, dans le noyau des spermatides, qui prend une coloration diffuse, d'une substance acidophile se produisant aux dépens de la chromatine ; cette substance serait absorbée par les leucocytes ; il y aurait donc là encore phagocytose.

En somme la dégénérescence graisseuse paraît la plus répandue dans le cas du testicule et est également un phénomène très général. Quant au mode de résorption de la graisse formée il est diversement décrit et beaucoup d'observations seraient à reprendre. C'est là, au reste, une question très délicate à trancher ; la part de la phagocytose y est difficile à délimiter. C'est avec la préoccupation de contribuer à fournir une réponse à ces questions, que j'ai entrepris l'étude de l'histolyse des produits génitaux chez les *Polycliniadae*. J'ai fait ces recherches sur *Circinalium concrescens* et *Glossophorum luteum*.

La principale circonstance, dans laquelle se produit cette dégénérescence, est le moment où le post-abdomen se sépare du reste de l'individu ; les glandes génitales jeunes ou développées régressent.

(1) Cités par BARFURTH.

(2) KEHRER — *Beiträge zur Geburtskunde und Gynäkologie*. II, 1877. — Cité par BARFURTH.

Cela n'a pas lieu immédiatement. Il est fréquent de rencontrer des post-abdomens entièrement isolés, où les organes génitaux paraissent intacts.

Ces dégénérescences sont, comme la cause qui les produit, fréquentes en automne, mais on les rencontre aussi l'été sur des individus isolés.

En automne, ces phénomènes sont accompagnés d'autres modifications du post-abdomen qui consistent dans l'apparition des réserves. En se développant elles masquent les glandes génitales et on a pu croire qu'elles étaient le résultat immédiat de leur transformation.

Ces réserves ont été peu étudiées. KOVALEVSKY (58), sur *Amaroucium proliferum*, signale seulement qu'elles sont renfermées dans de grandes cellules graisseuses réparties en compartiments séparés par des cloisons conjonctives. DELLA VALLE (26), VON DRASCHE (28), ne les ont pas étudiées davantage. Si on suit leur production sur des individus où elles sont encore peu développées, on voit qu'elles se déposent dans les globules sanguins. Prenons pour exemple *Circinalium conrescens*. On y rencontre deux sortes de globules, les uns colorés, les autres incolores. Les réserves s'accumulent surtout dans les derniers. Ce sont des granulations réfringentes qui apparaissent dans le protoplasma; au bout d'un certain temps, on distingue aussi d'assez grosses gouttelettes plus réfringentes encore. Sur des matériaux fixés au liquide de FLEMMING, ces gouttelettes sont colorées en noir. J'incline donc à les considérer comme de la graisse (1).

Quant aux granulations, elles retiennent fortement la safranine et le violet de gentiane; elles ne prennent pas l'éosine. Elles ont donc des affinités surtout pour les couleurs basiques. Leur nature chimique est difficile à préciser. En faisant la réaction du glycogène par l'iode sur porte-objet, je n'ai eu aucun résultat. Il en a été de même en traitant de grandes quantités de matière par la méthode de LANDWEHR, en vue d'extraire le glycogène. Les cellules qui sont chargées de ces réserves se réunissent par trois ou quatre. Entre

(1) Cependant, après traitement par le liquide de FLEMMING, elles ne sont pas dissoutes par le toluène ni le chloroforme.

ces groupes, on reconnaît les globules colorés du sang, qui correspondent à ce que KOVALEVSKY appelait les travées conjonctives. Les cellules à réserves, elles-mêmes, sont peu colorées et la teinte rouge brique du post-abdomen est due plutôt aux globules intercalés entre elles. Dans les noyaux des cellules à réserves, la chromatine se concentre, et le noyau ne reprend sa taille et son réseau chromatique, qu'au moment de la résorption des granulations et de la graisse.

Les réserves sont, en somme, élaborées directement par les cellules mésenchymateuses. Elles s'y forment sous l'influence de variations dans l'état du liquide sanguin, dans certaines conditions spéciales de nutrition de l'individu. En tout cas nous pouvons dire dès à présent qu'elles ne sont pas une transformation directe de la substance des glandes génitales.

Régression des ovules.

Les ovules présentent des caractères fort différents suivant leur degré de développement. Ils apparaissent dans l'ovaire comme des cellules possédant un gros noyau avec un nucléole très volumineux prenant fortement les colorants, et un réseau chromatique superficiel très développé ; le protoplasma des ovules jeunes offre l'aspect d'un réticulum de filaments granuleux très fins, possédant également une certaine affinité pour le carmin ; vers le moment où la vésicule germinative commence à perdre la forme sphérique, le protoplasma se modifie assez brusquement, par l'apparition de petites sphérules vitellines qui constituent rapidement tout le contenu de l'ovule, et qui ne prennent bientôt qu'une teinte très pâle ; traitées par l'acide osmique, elles brunissent. Entre ces sphérules, l'acide osmique met en évidence des granules beaucoup plus petits qui ont noirci. Quant au follicule, il se compose de cellules disposées à la périphérie, en assises parfaitement régulières et ne pénétrant pas dans l'ovule. Je n'insiste pas sur le détail de sa composition qui varie peu chez les Tuniciers et qui a été souvent décrite.

La dégénérescence de l'ovule se manifeste d'abord dans le corps cellulaire, puis dans les enveloppes.

Dans les modifications de l'ovule lui-même, nous distinguerons les ovules jeunes de ceux où le protoplasma est déjà transformé en vitellus. Dans les premiers, le mode de dégénérescence que j'ai presque constamment observé, est une transformation qui fait apparaître, dans le protoplasma, des sphérules homogènes, rappelant beaucoup par leur aspect et leurs réactions, celles qui, sur les ovules plus âgés, constituent le vitellus. Elles diffèrent de ces dernières en ce qu'elles fixent assez énergiquement les matières colorantes. Elles sont entourées le plus souvent d'une auréole claire (fig. 1). Leurs dimensions varient énormément; tantôt elles apparaissent comme un point, tantôt elles atteignent les dimensions du nucléole de l'ovule. Je les ai trouvées dans d'autres ascidies composées et notamment chez *Distaplia*; et je serais tenté de croire que ce sont elles qui ont dû faire admettre, par certains auteurs tels que SABATIER, ROULE, DAVIDOFF, une formation directe de noyaux, aux dépens du protoplasma de l'ovule. Elles sont au début, en effet, de petits points rouges (colorés par le carmin), entourés d'une zone claire et rappellent certains aspects de noyaux. Mais, si l'on étudie la dégénérescence des ovules, on est beaucoup plus porté à les considérer comme un début d'altération du protoplasma, ou, dans certains cas, de sa transformation en vitellus.

Dans les ovules plus âgés, la dégénérescence s'annonce dans le vitellus par une désagrégation et une liquéfaction partielle, en même temps qu'apparaissent des gouttelettes graisseuses.

Les enveloppes de l'ovule subissent dans les deux cas de grands changements. En premier lieu, elles cessent d'être régulièrement disposées autour de l'ovule, et pénètrent de divers côtés dans le vitellus. C'est ce que représentent la fig. 2 et la fig. 1. Dans cette dernière, la transformation de l'un des ovules est extrêmement avancée; il offre l'aspect d'un réseau, au sommet des mailles duquel on voit des noyaux, et, dans les mailles, des corps sphériques, les uns ayant noirci par l'acide osmique, les autres d'un brun pâle. Les contours de l'ovule sont encore assez bien marqués et je n'ai rien vu qui permît d'affirmer le passage à l'intérieur, de cellules du mésenchyme; mais il faut reconnaître qu'elles seraient dans l'ovule, très difficiles à distinguer des cellules folliculaires.

Les cellules folliculaires, dans de nombreux cas que j'ai examinés, dégèrent et j'incline à considérer ce fait comme

général. La fig. 3 montre la dégénérescence d'un ovule de *Glossophorum*, fixé à l'acide acétique et coloré au carmin. On voit que les cellules folliculaires ont pénétré dans l'ovule ; elles se sont groupées en certains points en paquets et on peut y suivre une série de stades de chromatolyse ; le noyau devient plus petit, son réseau chromatique moins net et finalement il est remplacé par une tache colorée uniforme. J'ai représenté (fig. 4) quelques-unes de ces cellules à un grossissement plus fort. Dans la série d'ovules en dégénérescence à laquelle la fig. 3 est empruntée, on voit, en de nombreux points, des noyaux isolés, que je considère comme provenant des cellules mésenchymateuses ayant immigré. Cela est vrai surtout pour les cas où la régression de l'ovule est déjà très avancée. Je conclus donc : 1° qu'il y a altération du protoplasme ou du vitellus de l'ovule ; cette altération en amène la désagrégation ; 2° par suite de cette désagrégation, les cellules folliculaires perdent leur disposition régulière et pénètrent dans le protoplasma de l'ovule ; 3° elles y subissent une dégénérescence qui me semble identique à la chromatolyse décrite par FLEMMING ; 4° il reste un nombre plus ou moins grand de noyaux intacts, formant un réseau, dans l'intérieur de l'ovule qui a dégénéré ; comme on ne peut douter de la dégénérescence d'un certain nombre de cellules folliculaires, il est logique de l'étendre à toutes et de considérer les noyaux intacts que l'on trouve à la fin du processus, comme appartenant à des éléments étrangers à l'ovule. Nous serons conduits à une interprétation analogue par l'étude des dégénérescences provoquées au moyen de mutilations des cormus.

La vésicule germinative ne m'a présenté, en aucun cas, de phénomènes mitotiques comparables à ceux qu'ont décrits, chez les Vertébrés, FLEMMING, SCHOTTLÄNDER, HENNEGUY. Je l'ai retrouvée aux périodes les plus avancées de la dégénérescence, avec un aspect correspondant au stade de l'ovule au moment de la régression ; le nucléole persiste et garde sa forme sphérique. Quant au réseau chromatique, il a perdu sa netteté. Nous avons vu du reste que, dans la tunique commune de *Distaplia*, on rencontre des vésicules germinatives complètement isolées, où l'on reconnaît encore parfaitement la membrane, le nucléole et des granulations chromatiques, dont la disposition régulière seule a disparu.

Régression du testicule.

Le testicule se compose d'une série d'ampoules prenant naissance sur un axe longitudinal, coïncidant avec la génératrice dorsale du post-abdomen et qui devient le canal déférent; elles sont reliées à ce canal par des pédicules; ceux-ci sont en continuité avec l'enveloppe des ampoules.

A l'origine, il n'y a pas de différence entre les cellules qui donnent cette paroi, et celles qui évolueront en spermatozoïdes. Au fur et à mesure du développement de la vésicule, la paroi forme un épithélium de plus en plus aplati. J'ai représenté (fig. 6) un fragment d'une coupe, au voisinage de la surface, d'une ampoule testiculaire moyennement développée; on voit que les cellules sexuelles sont immédiatement au contact de la paroi; il n'y a pas de tissu conjonctif interposé, et toute la cavité de la vésicule testiculaire est uniquement occupée par des cellules génitales. J'en ai représenté quelques-unes à un grossissement beaucoup plus fort (fig. 7); elles ont un protoplasma très peu abondant; le réseau chromatique est très net; elles renferment un et souvent deux nucléoles; les éléments dont la différenciation est le moins avancée sont à la périphérie, les spermatozoïdes mûrs au centre de l'ampoule.

Jusqu'au mois de juillet, on ne trouve que des éléments semblables à ceux que nous venons de décrire; mais à partir de ce moment, on voit, à la périphérie de l'ampoule, un certain nombre de corps très réfringents, généralement colorés en jaune orangé (chez *Circinalium conrescens*), tranchant sur le blanc laiteux de l'ampoule. Si l'on étudie des individus fixés au liquide de FLEMMING, on voit, correspondant à ces corps colorés, des masses qui ont noirci par l'acide osmique. Ce sont très probablement des graisses, bien que, comme c'est le cas pour les corps que nous avons vu noircir également dans les cellules à réserves, elles ne soient pas dissoutes, après action de l'acide osmique, par le toluène ni le xylène.

Cette accumulation s'accroît au fur et à mesure que la saison avance, et au mois de septembre, presque toutes les ampoules sont ainsi recouvertes par une couche plus ou moins épaisse de matières graisseuses; celles-ci ne paraissent pas être résorbées au fur et à

mesure. J'ai représenté (fig. 9), à un fort grossissement, la paroi d'une vésicule ainsi modifiée.

Nous comprendrons le mode de formation de cette graisse, en étudiant des ampoules dans des post-abdomens isolés du reste de l'individu; toute l'ampoule subit, à partir d'un certain moment, une dégénérescence rapide.

Si l'on s'adresse d'abord à des matériaux fixés à l'acide acétique et colorés au carmin (fig 11, 12, 13), on voit que les diverses cellules subissent une transformation chromatolytique: elles apparaissent à un faible grossissement, diversement groupées, comme des taches uniformes, colorées avec beaucoup d'intensité. Avec un objectif à immersion (2^{mm} Zeiss) et avec un fort éclairage, on retrouve le noyau, et, en examinant un nombre suffisant de cellules, on voit une série de transitions où le réseau chromatique disparaît. En même temps, il se fait, tout autour du noyau, dans le protoplasma, un dépôt de plus en plus abondant, qui, lui aussi, prend fortement le carmin et a un aspect homogène, si bien que le noyau est beaucoup plus petit et difficile à voir, et qu'il est entouré maintenant d'un corps cellulaire volumineux. — Cette dégénérescence se manifeste d'abord à la périphérie des ampoules; un certain nombre de cellules restent intactes au centre. Celles qui ont dégénéré se groupent en paquets, entre lesquels existent des espaces clairs, présentant comme un réseau de trabécules; au lieu d'offrir une paroi épithéliale mince, l'ampoule paraît maintenant entourée d'un épais tissu conjonctif dans les mailles duquel seraient ces cellules en dégénérescence. Sur le bord externe, on reconnaît les noyaux de la paroi épithéliale.

En étudiant, au même stade, des ampoules fixées au liquide de FLEMMING (fig. 9), on constate la même chromatolyse, mais, dans le corps cellulaire entourant les noyaux en dégénérescence, on voit des gouttelettes noires qui sont formées de graisse. Et, en observant avec soin le centre non encore altéré de l'ampoule, on suit toutes les transformations des cellules, la disparition du réseau chromatique et l'apparition de gouttelettes graisseuses. La dégénérescence du testicule, d'après la description précédente, est donc une chromatolyse accompagnée et suivie de transformation graisseuse. La chromatine se dissout dans les noyaux, et la graisse se

dépense en petits granules dans le protoplasma; elle est mise en liberté par la mort de la cellule et s'accumule peu à peu à la périphérie de l'ampoule en de grands amas.

Les ampoules dégénérées forment des taches noires, dans les post-abdomens fixés au liquide de FLEMMING. Cette dégénérescence coïncide, du reste, avec des processus formatifs dans la cloison épicaudique. On ne saurait l'attribuer à une altération produite par les réactifs, les tissus voisins étant parfaitement fixés.

Quelle est maintenant la destinée des cellules génitales ainsi transformées? Sur les coupes de post-abdomen, où cette dégénérescence est déjà ancienne, on ne voit plus, au milieu des tissus de réserves, que de petits îlots (fig. 14), fortement colorés par le carmin et entourés généralement d'une zone blanchâtre. Cette zone périphérique renferme de nombreux noyaux qui ne peuvent pas tous provenir de l'enveloppe de l'ampoule testiculaire; je suis tenté d'admettre, comme pour l'ovule, une immigration des cellules mésenchymateuses, à la fin de la dégénérescence. Des coupes de cornues fixés au liquide de FLEMMING montrent des accumulations de substance noircie par l'acide osmique: mais, peu à peu, ces derniers vestiges des produits génitaux disparaissent et l'on ne trouve plus dans toute l'épaisseur de la coupe que le tissu de réserves. L'absorption des restes des organes génitaux doit se faire par les éléments mobiles qui demeurent entre les grosses cellules chargées de granulations et de gouttelettes grasses. C'est évidemment là un processus phagocytaire; mais je n'ai pu en mettre en évidence le mécanisme précis.

L'étude précédente conduit aux conclusions suivantes:

1° La dégénérescence des éléments nucléaires dans l'histolyse des organes génitaux est du type désigné par FLEMMING sous le nom de chromatolyse; elle a lieu pour les cellules folliculaires de l'ovule et pour les cellules spermatiques.

2° Le vitellus de l'ovule est transformé, en partie en balles noircissant par l'acide osmique et qui paraissent de l'ordre des graisses; il est en partie liquéfié. Dans le protoplasma des cellules spermatiques en dégénérescence, se dépose aussi une substance qui a au moins plusieurs réactions communes avec les graisses et qui paraît identique aux gouttelettes renfermées dans le tissu de réserves.

3° Les produits ainsi formés pendant la dégénérescence sont peu à peu résorbés au milieu des matières de réserves. On ne peut considérer celles-ci comme résultant purement et simplement d'une transformation des glandes génitales ; elles sont élaborées directement dans les cellules mésenchymateuses ; leur apparition est en rapport direct avec la séparation du post-abdomen ; elles correspondent donc à un changement dans les conditions de nutrition des tissus, que l'on peut attribuer à une altération de la circulation branchiale ou de l'absorption digestive. J'ai signalé que, vers le mois de septembre, dans la plupart des cornus que l'on plaçait dans des aquariums, les excréments n'étaient plus rejetés ; il semble donc bien vraisemblable qu'à ce moment, il y ait un changement important dans les conditions de nutrition des éléments cellulaires.

Ce sont aussi ces changements qui amènent la dégénérescence des produits sexuels ; cette dégénérescence ne m'a pas paru provoquée par la pénétration d'éléments étrangers aux tissus génitaux, soit dans l'ovule, soit dans les ampoules testiculaires.

A la fin de la dégénérescence cependant, les éléments cellulaires des glandes génitales ayant d'une façon générale subi l'histolyse, on trouve dans les produits en dégénérescence, un certain nombre de noyaux inaltérés qu'il faut peut-être rapporter à des éléments immigrés ; d'autre part les produits de la dégénérescence disparaissant peu à peu et leur emplacement étant occupé par les tissus de réserves, il y a lieu d'admettre qu'une partie de celles-ci a été élaborée aux dépens de ces produits : mais je ne puis préciser s'il s'agit ou non d'une phagocytose directe, au moins pour l'ensemble.

V.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES RELATIVES A L'HISTOLYSE

Cherchons maintenant à dégager les résultats généraux de l'étude des divers cas d'histolyse faite dans les pages précédentes. Ces résultats sont malheureusement incomplets ; mais outre que les matériaux en sont difficiles à réunir, les méthodes actuelles ne

nous permettent souvent que des conjectures sur l'interprétation des faits. Il nous semble cependant ressortir que l'histolyse commence par une dissociation des éléments anatomiques; que ces éléments anatomiques ainsi mis en liberté dégénèrent; presque partout les noyaux perdent leur réseau chromatique et les modifications qu'ils subissent s'accordent assez bien avec le processus auquel FLEMMING a donné le nom de chromatolyse. Dans cette période de dégénérescence cellulaire, il y a fréquemment tendance des cellules à se grouper; c'est ce que nous avons vu, notamment pour les divers tissus de *Distaplia*. La phagocytose ne serait pas un phénomène de début dans ces divers cas; elle éliminerait seulement les matériaux préalablement histolysés. Sous cette réserve, je crois en avoir observé de nombreux exemples; et il est très probable qu'elle est un phénomène général.

Quelles sont maintenant les analogies ou les différences entre les phénomènes que nous venons d'étudier et ceux que l'on peut leur comparer dans d'autres groupes d'animaux?

Ce sont des métamorphoses qu'ils se rapprochent le plus, au point de vue de leur allure générale. Sans doute, la disparition d'un ou plusieurs individus d'un cornus n'entraîne pas de changements de forme, mais si l'on essaye de caractériser tous les phénomènes qu'on a réunis sous le nom de métamorphoses, on voit que ce qu'ils présentent en commun, c'est précisément, ainsi que l'a fait remarquer GIARD, une histolyse abondante, étendue à des portions plus ou moins considérables de l'organisme. Du reste, l'étude du mécanisme des métamorphoses les plus typiques s'est ramenée à une étude des conditions de l'histolyse, et les mêmes questions se sont fatalement posées que dans les phénomènes que nous avons étudiés. Que deviennent les tissus histolysés? Les cellules continuent-elles à vivre en s'adaptant à de nouvelles fonctions ou sont-elles détruites? Sont-elles utilisées par l'organisme après ces transformations et comment? Quelles sont les réponses qui ont été fournies à ces questions?

L'aspect de ces problèmes a subi une véritable révolution par l'introduction de la notion de phagocytose, et il suffit de faire appel aux travaux qui ne l'ont pas ignorée. KOVALEVSKY (69) et VAN REES (91) reprenant indépendamment l'étude de la métamorphose des Muscides, sont arrivés à la conclusion générale suivante: les tissus de la larve

sont attaqués par des phagocytes qui sont les cellules libres du liquide de la cavité générale ; ils sont dissociés en fragments, et absorbés par digestion intracellulaire. C'est une phagocytose proprement dite qui préside à la transformation de l'insecte et qui en détermine le début ; les organes nouveaux procèdent de matériaux distincts, et les cellules histolysées n'ont pas d'évolution ultérieure : ces conclusions ont été généralement admises.

Cependant KOROTNEFF (54) dans l'étude de la métamorphose d'un Lépidoptère (*Tinea*), n'a pas observé cette action destructive des leucocytes (phagocytes) et a vu la transformation des éléments musculaires, par exemple, s'effectuer sans intervention étrangère : les cellules musculaires se partageraient en une portion renfermant les noyaux, qui régénérerait les muscles de l'imago, et une autre, correspondant aux anciennes fibres, qui serait résorbée. KOROTNEFF ne regarde pas ce processus comme incompatible avec celui qu'ont décrit KOVALEVSKY et VAN REES et qui, d'après lui, se rencontrerait dans les cas de métamorphose rapide ; les leucocytes ne joueraient pas le même rôle destructeur dans les transformations plus lentes ; la vérification de cette hypothèse demanderait l'étude comparée d'un grand nombre de types.

Si des processus divers sont attribués chez les insectes à des faits différents, chez les Vertébrés, dans des circonstances analogues, l'accord n'existe pas sur le même cas. Dans la métamorphose du têtard de grenouille, la résorption des muscles de la queue, par exemple, est très diversement interprétée. Pour LOOS (69), il y a simple dissolution des sarcoles par le plasma ; pour BATAILLON (5), les muscles sont englobés et digérés par des leucocytes, ayant émigré des vaisseaux par diapédèse ; pour METCHNIKOFF (76), la partie fibrillaire des éléments musculaires est résorbée par le sarcoplasma, et celui-ci, avec les noyaux qu'il contient, devrait être considéré comme agent phagocytaire.

Aux difficultés d'observation qui peuvent conduire facilement à des erreurs d'interprétation, se joint très probablement, une certaine variété dans la forme des processus qu'on réunit sous le nom de phagocytose. En tout cas, les questions analogues à celles que nous nous étions posées : destinée des éléments phagocytés, nature et rôle des phagocytes, sont loin d'être tranchées dans les cas que je viens de rappeler.

Des discussions analogues existent dans d'autres circonstances, qui rappellent plus étroitement les phénomènes que nous avons étudiés chez les Tuniciers; celles où l'on a suivi la résorption d'individus dans des animaux coloniaux, ou la métamorphose des animaux chez lesquels l'individualité est moins exactement définie.

C'est ainsi que, pour le passage de la larve ciliée des éponges à la forme fixée et pourvue de corbeilles vibratiles, l'histolyse de l'épithélium cilié externe a été très diversement interprétée. DELAGE (25) a décrit la dissociation de ces cellules ciliées, leur englobement par des cellules amœboïdes qui les rejetteraient ensuite; elles deviendraient alors les cellules à collerettes. Suivant cette opinion l'histolyse ne serait pas le terme de l'évolution de ces éléments. NÜLDEKE (80) n'admet que la première partie du processus; l'englobement des cellules ciliées par les cellules amœboïdes serait une phagocytose détruisant définitivement les premières. Enfin, selon MAAS (70), l'histolyse des cellules ciliées ne serait suivie d'aucune phagocytose.

Chez les Bryozoaires, il y aurait lieu de reprendre l'étude de l'histolyse des individus; d'y étudier la part de la phagocytose dans les processus de régression variés que l'on y a signalés. Sur la régression des calices de *Pedicellina* qui précède leur chute, sur la manière dont se comportent les tissus dans la formation du corps brun des Ectoproctes, nous n'avons que des données encore très insuffisantes. PROUHO (90), étudiant la métamorphose de la larve de *Frustrella hispida* a indiqué, comme possible, une phagocytose par des cellules libres, des éléments résultant de l'histolyse des organes larvaires.

Ces quelques faits suffisent pour montrer que les phénomènes dont nous avons entrepris l'étude chez les Tuniciers sont loin d'être isolés; qu'ils rentrent dans un problème général très moderne, dont la solution est encore bien peu avancée. La difficulté de son étude, l'incertitude qui résulte du nombre relativement faible de cas spécialement étudiés jusqu'ici, explique les lacunes des résultats. Cela justifie, je pense, l'essai que j'avais fait de contribuer à le résoudre chez les Tuniciers, ainsi que le caractère fragmentaire et provisoire des réponses à certaines des questions soulevées.

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE I.

SUR QUELQUES POINTS DE LA MORPHOLOGIE DES LARVES ET DES BOURGEONS CHEZ LES ASCIDIES COMPOSÉES.

L'étude de l'histolyse consécutive aux mutilations de cormus d'Aplidiens, que j'avais entreprise, comme complément aux recherches précédentes, m'a entraîné à celle de la régénération des individus.

L'intérêt morphologique de la régénération réside, pour une grande part, dans la comparaison des processus qu'on y observe, avec ceux du développement embryonnaire et, comme dans le cas des Tuniciers, avec ceux de la blastogénèse. Mais plusieurs des points sur lesquels doivent porter les comparaisons sont encore actuellement discutés, et j'ai cru utile d'en reprendre l'étude ; j'en expose d'abord les résultats.

Je n'ai naturellement pas l'intention de faire ici l'histoire complète du bourgeonnement chez les Ascidies composées ; outre que cela sortirait du plan de cette étude, cette synthèse a été récemment faite avec beaucoup d'autorité par K. HEIDER (41) pour tout le groupe des Tuniciers. C'est à éclaircir quelques-uns des points encore obscurs, que je vais consacrer les pages suivantes. Il sera cependant nécessaire de rappeler brièvement les faits généraux, tant pour faciliter la lecture, que pour justifier les recherches suivantes et poser plus nettement les problèmes de la régénération.

Les divers modes de blastogénèse que présentent les Tuniciers peuvent se grouper en trois catégories que GIARD (34) avait déjà distinguées et nommées :

1° *Palléale*. — Les bourgeons se forment sur les parois extérieures de la cavité péribranchiale ; cette blastogénèse a été signalée et étudiée chez les *Botryllidæ*, successivement par METCHNIKOFF (73), KROHN (51), GIARD (34), OKA (83), PIZON (87), HJORT (47). RITTER (92), l'a tout récemment découverte chez les *Polystyelidæ*.

2° *Stoloniale*. — (Pérophore, Claveline, Aplidiens). Les bourgeons se forment, soit sur divers points des stolons, soit par fragmentation du post-abdomen qui morphologiquement équivaut à ces stolons. Nous devons à KOVALEVSKY (57 et 58) la connaissance générale de ce processus [*Perophora*, *Amaroucium*]. VAN BENEDEN et JULIN (10) y ont précisé un point capital, les rapports et le rôle du tube épocardique. SEELIGER (104) a étudié la Claveline ; dernièrement PIZON (86bis) et HJORT (48) ont complété quelques résultats.

A ce type se ramène la blastogénèse de la plupart des Distomiens, que DELLA VALLE (26), SALENSKY (98), LAHILLE (63), HJORT (49), ont étudiée chez *Distaplia*, et celle des divers Tuniciers pélagiques (*Pyrosoma*, *Salpa*, *Doliolum*).

3° *Pylorique* (1). — Les bourgeons apparaissent au-dessous de la chambre branchiale, au niveau des viscères ; chaque individu se constitue aux dépens de deux ébauches distinctes, dont l'une donne la région thoracique, l'autre la région abdominale. Ce type se rencontre chez les *Diplosomidæ* et les *Didemnidæ*. Il a été signalé et étudié par GEGENBAUR (33), GIARD (34), GANIN (32), DELLA VALLE (26), JOURDAIN (50).

Y a-t-il homologie entre ces trois types ? Le bourgeon se constitue-t-il, malgré des apparences diverses, aux dépens d'ébauches homologues et les organes y ont-ils des origines équivalentes ? Les diverses recherches ont conduit aux résultats suivants :

(1) Ce dernier terme ne peut guère être conservé que provisoirement ; il repose sur une connaissance imparfaite du bourgeonnement.

Chaque bourgeon est, à l'origine, formé fondamentalement d'une double vésicule⁽¹⁾, entre les doubles parois de laquelle sont enfermés des éléments mésentériques. Dans le développement, la vésicule interne se dédouble en deux portions, l'une antérieure A, l'autre postérieure P. P isole à son extrémité postérieure une vésicule qui est le cœur, et sa portion antérieure constitue l'organe appelé *épicarde*, dont VAN BENEDEN et JULIN (10) ont montré le rôle capital dans le bourgeonnement. A donne à son extrémité voisine de P, un diverticule médian qui devient le tube digestif et deux diverticules latéraux qui forment la future cavité péribranchiale.

Tels sont les faits sur lesquels tout le monde est à peu près d'accord, et que l'on a mis en évidence pour les deux premiers types. Le troisième (bourgeonnement dit *pylorique*) n'a pas, comme on le verra plus loin, été encore nettement ramené à ce schéma.

Quelle est maintenant la signification des deux vésicules dont nous sommes partis? La vésicule externe est toujours une partie de l'ectoderme; pour la vésicule interne, l'accord n'est pas parfait, sur le feuillet embryonnaire d'où elle proviendrait. Dans toutes les ascidies composées, sauf chez les *Botryllidæ*, elle dérive de l'épicarde du progéniteur, et, en dernière analyse, de l'épicarde de la larve qui est une portion de l'endoderme séparée de la cavité branchiale. Dans le stolon des autres Tuniciers (*Pyrosoma*, *Salpa*, *Doliolum*, etc.), la portion endodermique qui correspond à la vésicule interne, est exactement équivalente. Ainsi, chez toutes ces formes, cette vésicule interne est d'origine endodermique et tous les organes qu'elle donne se ramènent par suite à ce feuillet.

Chez les *Botryllidæ*, la vésicule interne est une portion de la paroi externe de la cavité péribranchiale; or l'origine de celle-ci chez la larve des ascidies est encore indécise. VAN BENEDEN et JULIN (10, *Claveline*) la font provenir, en partie de l'ectoderme, en partie de l'endoderme. PIZON (87, *Botryllidæ*) la rapporte à l'endoderme, mais KOVALEVSKY (56), METCHNIKOFF (74, *Phallusia*), SEELIGER (107 *Claveline*), HJORT (47 *Botrylles*), WILLEY (116 *Ciona*) la font dériver tout entière de deux invaginations ectodermiques et, dans ce

(1) Il n'y a pas lieu d'admettre comme authentique, un seul des cas de bourgeonnement signalés jusqu'ici, aux dépens d'une vésicule ectodermique seule.

cas, la vésicule interne du bourgeon des *Botryllidae* serait ectodermique ; par suite les organes qui dans les groupes précédents se rattachaient chez le bourgeon à l'endoderme seraient ici ectodermiques.

Il y a donc intérêt à confirmer l'une ou l'autre des opinions émises sur l'origine de la cavité péribranchiale, et à voir ensuite quelles sont les conséquences du résultat obtenu pour l'homologie des divers bourgeons ou pour la théorie des feuilletés.

Des difficultés de même ordre s'offrent pour l'origine du système nerveux. Chez les Tuniciers, le ganglion situé dorsalement est toujours intimement lié, généralement accolé, à un organe glandulaire (glande hypophysaire de JULIN) et à un pavillon vibratile mettant en communication l'organe glandulaire avec la cavité branchiale, au voisinage du siphon buccal. Le ganglion ne fait-il qu'une seule et même unité avec ces deux formations, ou sont-elles indépendantes et simplement voisines du système nerveux ? La question a été débattue, pour l'oozoïde et pour le blastozoïde, par des arguments empruntés à l'anatomie comparée et au développement.

a) Oozoïde. — VAN BENEDEN et JULIN (9, *Claveline*), SEELIGER (105, *id.*), PIZON (87, *Botrylles*) font naître, chez la larve, l'organe vibratile comme un diverticule autonome de la cavité endodermique, se portant à la rencontre du système nerveux. Et la glande hypophysaire se développerait ensuite aux dépens de l'organe vibratile. D'après ces auteurs, ces deux organes seraient donc indépendants du système nerveux. Mais pour un grand nombre d'autres et notamment KOVALEVSKY (56, *Phallusia*), MAURICE (72, *Fragaroïdes*), LAHILLE (63), HJORT (47, *Distaplia*), VILLEY (116, *Ciona*), SALENSKY (98, *Distaplia*), l'organe vibratile est, chez la larve, un diverticule de la vésicule cérébrale, allant s'ouvrir dans la cavité branchiale ; c'est donc, ainsi que la glande hypophysaire qui en dérive, une partie intégrante du système nerveux. Les deux opinions comptaient des partisans jusque dans ces derniers temps (1).

(1) Depuis la rédaction de cette partie du mémoire, PIZON (89) a soutenu à nouveau (*Amaroucium*) la première opinion (V. note infra).

b) *Blastozoïde*. — Les auteurs reconnaissent, à la partie dorsale, un tube allongé qui devient le pavillon vibratile. VAN BENEDEN et JULIN (10) le représentent (sans le décrire) accolé à l'ectoderme. KOVALEVSKY (58, *Amaroucium*), HJORT (47, *Botrylles*, 49, *Distaplia*), RITTER (92, *Pèrophore*), LAHILLE (63), OKA (83, *Botrylles*), PIZON (87, *id.*), le regardent comme un diverticule de la vésicule interne du bourgeon, et cette opinion peut être tenue pour définitivement admise ; mais les uns le considèrent comme donnant naissance, à la fois, au système nerveux et à l'organe vibratile, les autres (PIZON, SEELIGER, OKA), à ce dernier seulement, et selon eux, le ganglion nerveux a pour origine, soit un amas de cellules mésenchymateuses, soit des cellules détachées de l'ectoderme. Pour les premiers, au contraire, l'origine du ganglion nerveux du bourgeon se ramènerait à l'endoderme.

Or, ici encore, ces diverses opinions sont en présence dans les mémoires les plus récents. Et cela n'a pas la simple valeur d'une divergence de détail. L'origine du système nerveux est dans presque toute la série animale rapportée à l'ectoderme : il y a donc lieu d'être fixé si réellement il y a ici une exception et dans ce cas de l'interpréter.

Il aura suffi, je pense, de cet exposé à grands traits, pour justifier l'intérêt des observations qui vont suivre et où j'ai cherché à apporter des documents sur ces sujets controversés ; les solutions auxquelles j'ai été amené, serviront de base pour l'étude de la régénération, à laquelle elles étaient un préliminaire utile.

J'ai donc été conduit à reconnaître sur les matériaux dont je disposais :

1^o *L'origine de la cavité péribranchiale chez la larve.*

2^o *Les rapports du système nerveux, de l'organe vibratile et de la glande hypophysaire dans la larve et dans le bourgeon et leur origine.*

3^o *J'ai cherché à ramener au schéma général le bourgeonnement des DIDEMNIDÆ et DIPLOSOMIDÆ (Blastogénèse dite pylorique).*

Examinons successivement ces divers points.

I.

ORIGINE DE LA CAVITÉ PÉRIBRANCHIALE CHEZ LA LARVE.

METCHNIKOFF et KOVALEVSKY ont montré que, chez les ascidies simples, il se forme deux invaginations ectodermiques, dorsales, symétriques, qui s'enfoncent contre la vésicule endodermique. Celle-ci produit, de chaque côté, une, puis deux évaginations qui constituent les premières fentes branchiales ; les suivantes se percent de même ultérieurement. WILLEY (*Ciona*) et SEELIGER (*Ciona*) ont suivi de plus près la formation des premiers trémas ⁽¹⁾, mais, au total, ont confirmé les données de KOVALEVSKY. La cavité péribranchiale serait donc ectodermique d'après eux.

VAN BENEDEN et JULIN (*Clavelina*), au contraire, décrivent deux diverticules de l'endoderme, se portant au-devant des invaginations ectodermiques et se soudant à elles. Alors est réalisé transitoirement, l'état qui persiste chez les Appendiculaires ; la cavité péribranchiale désormais constituée est partiellement ectodermique, partiellement endodermique. Elle n'est pas homologue de celle de l'*Amphioxus* qui est ectodermique ; de plus la formation des trémas, par soudure des parois des cavités branchiale, et péribranchiale, n'est pas homologue de celle des fentes branchiales de l'*Amphioxus*, ni de celle de la première fente formée ici, puisque les nouveaux orifices ne débouchent plus, d'un côté dans l'ectoderme, et de l'autre dans l'endoderme.

Pour PIZON ⁽²⁾ enfin, la cavité péribranchiale des Botrylles serait entièrement formée par deux diverticules de la vésicule endodermique. Ces deux diverticules s'ouvriraient l'un dans l'autre, puis une invagination médiane de l'ectoderme mettrait en communication cette cavité péribranchiale, tout entière endodermique, avec l'extérieur.

(1) Je ne m'attache pas à ce point qui n'a pas d'importance ici.

(2) V. Note infra.

Sur le bourgeon, comme je l'ai dit, il n'y a pas de discussion; la cavité péribranchiale provient de la vésicule interne. Elle est par suite d'origine endodermique, sauf peut-être chez les *Botryllidae*.

Les documents que j'apporte sont relatifs à l'oozoïde de *Distaplia rosea*, de *Leptoclinium gelatinosum* et de *Polycliniade*, (*Glossophorum luteum*, *Circinalium concreescens*).

Distaplia rosea. — C'est une espèce très favorable à la solution de la question présente. Au moment où apparaît la cavité péribranchiale, la cavité endodermique est très vaste; l'ectoderme, dans la région dorsale, est très nettement différencié de l'endoderme, car ses cellules sont beaucoup plus chargées de vitellus (fig. 55).

1^{er} stade (fig. 55). — L'apparition de la chambre péribranchiale est contemporaine de la différenciation de la vésicule cérébrale qui commence à se renfler, mais ne possède pas encore de pigments sensoriels. En arrière de cette vésicule cérébrale, on voit très nettement se former deux invaginations ectodermiques symétriques (une seule a été figurée). Elles restent étroites; leurs parois sont accolées. Sur les coupes voisines, on ne trouve aucune modification de l'endoderme, dont les cellules sont très peu élevées.

2^e stade. — Les deux invaginations s'allongent sous l'ectoderme (fig. 56). Leurs parois sont accolées et l'orifice de communication avec l'extérieur est virtuel. Mais la portion de l'ectoderme comprise entre les deux invaginations commence à se déprimer. Il n'y a toujours aucune modification de l'endoderme.

3^e stade (fig. 57). — Les deux vésicules ectodermiques, à peu près complètement séparées de l'extérieur, se sont allongées; leurs cellules se sont multipliées et sont moins chargées de vitellus. Ces deux tubes ont refoulé légèrement l'endoderme, qui maintenant se transforme à leur contact; il se fait, à peu près simultanément et de chaque côté, l'ébauche de deux évaginations de l'endoderme (fig. 57), allant déboucher dans les vésicules ectodermiques. Ce sont les premières fentes branchiales.

4^e stade. — La fig. 58 représente un stade un peu plus avancé, où la première fente branchiale est complètement percée. L'endoderme n'a eu aucune part à la formation de la vésicule péribranchiale.

Aux stades suivants qui n'ont pas été figurés, la cavité péribranchiale gagne, petit à petit, en arrière et vers les faces dorsale et ventrale. En arrière du cerveau, persiste une légère dépression transversale de l'ectoderme, et c'est là qu'ultérieurement s'ouvrira l'orifice cloacal. Les deux tubes péribranchiaux se soudent sur la ligne médiane dorsale.

Je borne la description aux débuts de la formation de la cavité péribranchiale qui seuls nous intéressent et je conclus des observations précédentes que, chez *Distaplia rosea*, elle est formée tout entière aux dépens de l'ectoderme par deux invaginations symétriques. Il n'y a pas de distinction à établir entre la première paire de fentes branchiales et celles qui se constituent ultérieurement.

Leptoclinum gelatinosum. — J'ai été conduit ici à des résultats identiques. On trouve un stade parfaitement net, où la cavité péribranchiale est formée par deux tubes cylindriques, reliés à l'ectoderme en arrière du cerveau par un pédicule, reste de l'invagination. Ces deux tubes ont une cavité constituée. A ce stade, il n'y a pas de diverticule endodermique; ces deux tubes acquièrent une assez large lumière avant que la première fente branchiale ne se forme.

Polycliniadæ. — J'ai examiné dans ce groupe: *Circinalium conrescens*, *Parascidia Giardi*, et *Glossophorum luteum*. J'y ai retrouvé les deux invaginations ectodermiques des cas précédents. Elles sont très étroites et la cavité des deux tubes ne communique que virtuellement avec l'extérieur.

J'ai représenté (fig. 59) un stade, emprunté à *Glossophorum luteum*, où les deux tubes sont déjà assez développés. On ne voit à ce moment aucune évagination de l'endoderme, en suivant la série des coupes. Un peu plus tard, la première fente branchiale se forme de chaque côté, comme dans *Distaplia rosea* et une seconde est souvent à peu près complètement percée en même temps. La première, située vers l'extrémité postérieure des deux tubes, est assez large; si bien que des embryons, examinés à ce stade, donnent l'impression que la chambre péribranchiale est formée par deux diverticules de la cavité endodermique se portant en avant; la

communication avec l'extérieur est à ce moment à peu près virtuelle, mais la série des stades précédents ne laisse aucun doute sur l'interprétation que j'ai adoptée.

J'ai rapporté simultanément, pour abrégé, mes observations, d'ailleurs parfaitement concordantes, sur les trois formes et je les ai limitées, comme description et comme figures, au principe qui seul nous intéresse, savoir de quel feuillet procède la chambre péribranchiale.

Ces divers cas me conduisent à la conclusion suivante :

Dans les types examinés, la *cavité péribranchiale de la larve* est, *tout entière, d'origine ectodermique* et se développe aux dépens de deux invaginations dorsales symétriques.

Les deux invaginations avaient été généralement vues. VAN BENEDEN et JULIN ont interprété un peu différemment les phénomènes chez la *Claveline*, parce qu'ils n'ont probablement pas observé de stade vraiment intermédiaire entre l'apparition de ces diverticules ectodermiques et la formation complète de la première paire de fentes branchiales ; l'importance de celle-ci peut faire croire sur des coupes, à l'existence de deux diverticules endodermiques qui se seraient soudés à ceux de l'ectoderme et auraient même valeur.

Quant à PIZON ⁽¹⁾, il a dû laisser échapper le stade initial des invaginations épiblastiques, et n'observer que celui où la première paire de fentes branchiales est déjà ouverte ; comme, à ce moment, la communication avec l'extérieur a à peu près disparu, il en a conclu nécessairement que les tubes péribranchiaux étaient des productions de la vésicule endodermique. Je fais naturellement ces hypothèses, autant qu'il m'est possible de juger, sans avoir étudié moi-même le cas des Botrylles ; mais il me semble, à priori, tout à fait improbable que les deux invaginations ectodermiques latérales, que presque tous les auteurs ont reconnues dans les divers groupes d'ascidies, n'existent pas dans ce type particulier. Il est au reste exact que les tubes péribranchiaux fusionnés entre eux, se mettent en communication avec l'extérieur, par une invagination ectodermique médiane ; mais c'est là un processus secondaire. Entre les deux invaginations primitives, l'ectoderme s'est déprimé, et c'est au milieu de cette

(1) V. Note infra.

dépression que se forme ultérieurement l'orifice cloacal. C'est lui dont PIZON a vu l'apparition, et, comme l'ont déjà remarqué VAN BENEDEN et JULIN, il est distinct des deux invaginations primordiales.

Je conclus aussi que, chez toutes les ascidies, la cavité péribranchiale de la larve est d'origine ectodermique (1). La vérification sur plusieurs types peut garantir d'une erreur d'observation, elle ne saurait, ce me semble, augmenter le degré de généralité du résultat. Ce processus est de ceux dont le déterminisme est fixé et ne peut conduire dans deux types différents à des résultats opposés. L'ensemble des faits connus me paraît imposer, pour la chambre péribranchiale de la larve, une origine ectodermique. Elle peut donc être l'homologue de celle de l'*Amphioxus*; mais il se présente aussi deux conséquences sur lesquelles nous aurons à revenir.

1° La vésicule interne du bourgeon des *Botryllidæ*, conformément à l'opinion de HJORT (47), est d'origine ectodermique, tandis qu'elle est endodermique dans les autres cas.

2° La chambre péribranchiale du bourgeon, dans toutes les Synascidies, (sauf les *Botryllidæ*) est d'origine endodermique, c'est-à-dire qu'elle provient de feuillets différents chez l'oozoïde et chez le blastozoïde.

II.

ORIGINE ET RAPPORTS DU SYSTÈME NEURO-HYPOPHYSAIRE CHEZ LA LARVE ET CHEZ LE BOURGEON.

Ce sont là encore, des points sur lesquels il ne peut y avoir logiquement deux opinions opposées simultanément acceptables, suivant les cas que l'on envisage; les divergences existantes doivent être tranchées. Ou bien, chez toutes les ascidies, la glande hypophysaire, le pavillon cilié et le ganglion nerveux sont une même unité organique, ou bien partout, les deux premiers sont indépendants du troisième et simplement juxtaposés à lui. Et, de même, quelle que

(1) Notons que chez le Pyrosome le même fait est nettement établi.

soit celle des deux solutions adoptées, le développement de ces diverses parties doit avoir des rapports constants, tant dans la larve que dans le bourgeon.

J'ai rappelé, plus haut, les divergences existant entre les auteurs. Le nombre des éléments en question étant assez élevé, je crois préférable de m'en tenir d'abord à cette énumération et d'exposer mes résultats; il sera plus aisé de suivre ensuite la discussion des opinions antérieures. J'ai étudié le développement du système neuro-hypophysaire dans la larve de *Circinalium conrescens* et de *Distaplia rosea*: j'en ai retrouvé divers stades occasionnellement chez *Parascidia Giardi*, *Glossophorum luteum*, *Leptoclinum gelatinosum*. J'ai fait la même étude dans les bourgeons de diverses formes (*Circinalium*, *Glossophorum*, *Distaplia*, *Diplosoma gelatinosum*). Je limite bien entendu la description aux points en litige; l'anatomie du système nerveux entièrement développé, son origine première de l'ectoderme chez la larve, étant bien connues par les nombreux travaux déjà publiés sur ce sujet.

1^o Larve.

Circinalium conrescens.

Stade I (fig. 63). — Le tube nerveux est constitué; la vésicule cérébrale forme un renflement antérieur, où les pigments sensoriels apparaissent en granules dans deux cellules. Ce stade est aussi celui du début des invaginations péribranchiales. Dans la région située derrière la vésicule cérébrale, la lumière du tube est rejetée dorsalement (fig. 63 *a*), la paroi ventrale étant notablement plus épaisse. Les cellules de celle-ci sont pourvues de grands noyaux et prennent faiblement les colorants. Les cellules bordant le tube proprement dit ont au contraire un caractère épithélial plus net, leurs noyaux sont un peu plus petits; elles se teignent davantage.

La lumière existe dans toute la longueur du tube et est en parfaite continuité avec celle de la vésicule cérébrale. Ce stade dont nous parlons, se rattache du reste directement à celui où l'épaississement de la paroi ventrale que nous venons de signaler en arrière du cerveau n'existe pas encore.

Stade II (fig 64). — A peu près contemporain de la formation des deux premières fentes branchiales. Les taches pigmentaires ont grossi. Celle qui formera l'otolithe est située à la paroi inférieure et à droite ⁽¹⁾ ; l'œil apparaît à la face supérieure et vers la gauche. Immédiatement à gauche de celui-ci, la vésicule cérébrale tend à former un tube *td* à parois plus nettement épithéliales, formées de cellules plus petites. Ce tube *td* se prolonge dans la région tout à fait antérieure de la vésicule cérébrale. C'est aussi cette partie épithéliale qui se continue plus particulièrement avec la lumière de l'axe nerveux en arrière du cerveau. Dans cette dernière région peu de modifications.

Stade III (fig. 65). — Le tube que nous avons vu se différencier de la vésicule cérébrale au stade précédent, est maintenant complètement individualisé en avant. Il forme un diverticule aveugle, partant de la vésicule cérébrale, en bas et à gauche, communiquant encore avec elle et se dirigeant antérieurement suivant l'axe du système nerveux. En arrière, la cavité de la vésicule cérébrale se continue, par le côté gauche avec la lumière du tube nerveux.

On ne constate, ni en avant, ni en arrière, aucun diverticule de l'endoderme, allant au-devant du système nerveux.

Stade IV (fig. 66). — Un assez grand nombre de fentes branchiales sont percées. Il s'est formé, en avant du système nerveux, une invagination ectodermique médiane et une évagination endodermique située exactement en face de la précédente ; elles vont à la rencontre l'une de l'autre pour constituer le siphon buccal. Le tube *td*, de plus en plus distinct, s'avance jusqu'au voisinage de ce siphon. Sa paroi dorsale commence, en même temps, à s'épaissir et présente (fig. 66 *a*) sur la coupe deux rangées de cellules. Il ne part aucun diverticule de la cavité branchiale, à la rencontre du tube *td*. L'épithélium présente seulement une plage, où les cellules sont plus épaisses, à l'endroit où se percera tout à l'heure la communication entre le tube *td* et la cavité endodermique. Cet orifice de communication sera le pavillon vibratile.

La vésicule cérébrale s'est développée ; mais elle ne communique plus avec le tube *td* ; nous avons vu qu'elle avait, sur la gauche, différencié dans toute sa longueur une région épithéliale qui en

(1) Les diverses figures, faites à la chambre claire, d'après des embryons différemment orientés, ne sont pas toutes placées de la même manière ; l'otolithe fixera toujours le côté droit.

avant se continuait avec le tube *td*. Cette région s'est définitivement isolée et le tube *td* s'étend maintenant, sans interruption, depuis le siphon buccal jusqu'à la région post-cérébrale, où il se continue directement avec la lumière de l'axe nerveux. La masse ventrale *m*, dans cette région s'est également développée ; elle s'étend sur toute la longueur de l'axe nerveux post-cérébral et forme le ganglion viscéral (*Rumpf-ganglion* de KOVALEVSKY) et la portion de l'axe nerveux qui s'est engagée dans la queue. La lumière du tube *td* a été un peu rejetée sur le côté.

Stade V. — Les fig. 66-71 sont empruntées à divers embryons à ce stade qui correspond à l'éclosion du tétard.

La vésicule cérébrale est entièrement constituée. Le tube *td* communique en avant avec la cavité endodermique. Sa paroi dorsale s'est épaissie, dans la région attenante à la partie antérieure du cerveau. Elle est formée par plusieurs couches de cellules, fortement colorables, à noyaux petits, irrégulièrement dispersés dans toute son épaisseur, sur les embryons correspondant au début de ce stade (fig. 67). Plus tard, au contraire, ces noyaux sont rejetés sur le pourtour de l'épaississement et le centre est formé par une masse fibrillaire. On reconnaît le ganglion définitif de l'ascidie, qui est ainsi le résultat de l'épaississement de la paroi dorsale du tube *td*. Les cellules formant, au voisinage, la paroi de la vésicule cérébrale sont grandes, peu colorables, possèdent de gros noyaux, et par suite ne peuvent être confondues avec celles d'où provient le ganglion.

J'ai représenté (fig. 71) une coupe longitudinale d'un embryon à ce stade. Elle montre le point où le tube *td* vient déboucher dans le stomodœum. Ce point est nettement dans la région endodermique. Cette coupe montre encore la continuité du tube *td* avec celui qui existe le long du système nerveux, en arrière de la vésicule cérébrale, depuis le premier stade que nous avons considéré. Il se distingue dans toute sa longueur par les mêmes propriétés (forte colorabilité, petits noyaux). La cavité péribranchiale est maintenant complètement développée, et l'orifice cloacal formé se trouve en *sc* sur la coupe. Le tube *td* passe entre la cavité branchiale et la paroi interne de la cavité péribranchiale, tout le long de la ligne médiane dorsale. Il est figuré sur une coupe transversale en *td* (fig. 70). C'est le cordon viscéral tel que l'ont reconnu VAN BENEDEN et JULIN (9).

La partie ventrale de l'axe nerveux, en arrière du cerveau, a donné un amas ganglionnaire (*Rumpfganglion* de KOVALEVSKY) et la partie qui s'étend dans la queue du têtard. Quant à la glande hypophysaire, elle n'existe pas encore à ce stade et ne se forme que peu à peu et beaucoup plus tard, sur l'ascidie fixée, aux dépens de la paroi ventrale du tube *td*, en face du point, où la paroi dorsale a fourni le ganglion.

Distaplia rosea. — J'ai repris également, sur la larve de cette ascidie, l'étude du développement du système nerveux, au même point de vue. J'ai constaté des faits identiques à ceux que je rapporte ci-dessus pour *Circinalium* et ne m'y attarde pas davantage. Les fig. 60-61 montrent les premiers stades de la différenciation du tube *td* et le commencement de la séparation d'avec la vésicule sensorielle. — Le système nerveux de *Distaplia magnilarva* a du reste été étudié avec soin par HJORT (47) et SALENSKY (98).

Leptoclinum gelatinosum, *Glossophorum luteum*, *Parascidia Giardi*. — Les faits se sont montrés également tout à fait concordants et je n'y insiste pas.

Je conclus de ces observations :

1° Le système nerveux et les organes dits hypophysaires (glande et pavillon vibratile) ne forment qu'un seul et même ensemble dérivant entièrement du tube nerveux larvaire.

2° Le pavillon vibratile n'est pas une évagination de l'endoderme se portant vers le système nerveux, mais un *diverticule nerveux* et, avec plus de précision, un *diverticule de la vésicule cérébrale* allant déboucher dans l'endoderme.

3° Le ganglion définitif de l'ascidie se forme aux dépens de la paroi dorsale du pavillon vibratile (tube *td* ci-dessus).

4° La glande hypophysaire est une production tardive du pavillon vibratile.

En ce qui concerne les modifications du système nerveux, après la fixation de la larve, il me suffira de dire que, comme les auteurs l'ont reconnu avec accord presque complet, les seules portions persistantes

sont celles qui avaient conservé le caractère épithélial ; toutes les autres (vésicule cérébrale, ganglion viscéral, partie caudale) régressent.

J'ai insisté seulement sur l'apparition des diverses parties et surtout du tube qui devient l'organe vibratile. Comparons maintenant les conclusions précédentes à celles des autres auteurs.

Elles confirment les observations de KOVALEVSKY (56, *Phallusia*), MAURICE (72, *Fragaroïdes*), LAHILLE (63), HJORT (47, *Distaplia*), WILLEY (116, *Ciona*), en ce qui concerne l'origine cérébrale du pavillon vibratile. Elles en diffèrent cependant sur un point, l'origine précise du ganglion définitif, sur laquelle ont surtout insisté HJORT et WILLEY. Ces auteurs font dériver le ganglion définitif de la paroi gauche de la vésicule cérébrale, qui d'ailleurs a donné le pavillon vibratile. Il n'y a donc là qu'une légère divergence ; ce pavillon qui, selon moi, donne le ganglion, provient en définitive de la vésicule cérébrale ; il suffirait d'un écart dans l'époque de l'apparition du ganglion, pour que la description de HJORT et de WILLEY fût exacte, et cet écart (que je n'ai cependant pas constaté chez *Distaplia rosea*) n'est pas impossible. Une différence dans l'orientation des coupes peut aussi modifier l'aspect.

Cependant, je serais tenté de généraliser le processus que j'ai décrit. Aux stades mêmes où le ganglion n'a pas encore apparu, la paroi gauche de la vésicule cérébrale est formée de cellules qui ont des caractères histologiques très différents de celles qui sont l'origine du ganglion. Celles-ci, comme je l'ai dit, sont petites, serrées, très colorables ; celles-là, grandes et peu colorables. C'est ce que montrent les diverses figures de la planche et surtout les nombreuses coupes que je n'ai pu reproduire. Les cellules de la paroi cérébrale ont perdu le caractère épithélial, elles ont l'aspect de cellules nerveuses ; or tout le développement du système nerveux des ascidies montre que ce sont seulement les parties épithéliales qui sont formatives.

SEELIGER (109), puis VAN BENEDEN et JULIN (5) avaient, comme on le sait, décrit dans la Claveline, un diverticule de l'endoderme, (cœcum hypophysaire des auteurs belges), allant s'accoler à la vésicule cérébrale, sans s'y ouvrir et constituant le pavillon cilié. Les figures de VAN BENEDEN et JULIN peuvent s'interpréter en faveur de l'opinion que j'ai soutenue et ils seraient arrivés sans doute à conclure comme moi, s'ils avaient pris pour point de départ des stades

plus jeunes. Leur stade initial correspond à un état intermédiaire entre les stades 4 et 5. Je suis d'accord avec eux en ce qui concerne le cordon viscéral.

PIZON (87) enfin, a soutenu une opinion très différente de tous les auteurs précédents, et, bien que je sois tenu à une certaine réserve, n'ayant pas étudié les Botrylles, je ne crois pas pouvoir me ranger à son avis. Il conclut de ses recherches : « Chez l'oozoïde, comme chez » le blastozoïde, le tube dorsal (1) est d'abord, *un diverticule de la » vésicule entérique primitive*. Ce diverticule s'interpose entre » l'ectoderme et le cordon nerveux et *va s'ouvrir dans la cavité » branchiale*, au voisinage du siphon branchial ; puis il perd sa » communication postérieure, cesse de croître et devient par suite » de plus en plus court, relativement aux dimensions de l'animal. Il » se présente dès lors, comme un diverticule de la cavité branchiale.

» Système nerveux. — Il dérive d'un épaississement ectodermique » suivi d'invagination chez la larve. Le tube perd bientôt sa lumière, » excepté dans la région caudale, tandis que la partie antérieure de » ce tube se dilate et se différencie pour former les vésicules des » sens ». (p. 88-89).

Si l'on se reporte à la description détaillée, il semble résulter qu'il a incomplètement analysé la portion du système nerveux larvaire située en arrière de la vésicule cérébrale ; il n'y a distingué « qu'un cordon plein et volumineux qui va en s'effilant jusqu'à » l'origine de la queue et qu'on peut appeler le *cordon viscéral* ». Il n'y aurait donc pas, chez les larves de Botryllidæ, le *Rumpf/ganglion* de KOVALEVSKY si bien marqué ailleurs ; d'autre part, on ne peut donner le nom de cordon viscéral qu'au tube *td*, situé à la partie dorsale de l'axe nerveux ; il communique, au début, avec la vésicule sensorielle, dont il prolonge postérieurement la cavité ; son identité avec le cordon viscéral de l'adulte a été reconnue par VAN BENEDEN et JULIN. En examinant les figures de PIZON, je suis tenté de retrouver ce cordon viscéral proprement dit, dans ce qu'il note *ov* et appelle le tube dorsal (organe vibratile). Ce tube n'est pas, comme il le dit, indépendant du système nerveux ; il fait partie intégrante du tube nerveux primitif et se sépare graduellement des parties provisoires larvaires. Reste l'affirmation que ce tube serait,

(1) *td* de ma description.

par son extrémité postérieure, un diverticule de la vésicule entérique primitive. PIZON retrouve là le mode de formation du tube dorsal (cordon viscéral de VAN BENEDEN et JULIN) qu'il a décrit pour le même organe dans les bourgeons des diverses familles de Synascidies. J'aurai l'occasion plus loin de confirmer complètement l'exactitude de ce processus chez les bourgeons ; mais je persiste à penser qu'en ce qui concerne la larve il n'en est pas de même. Le tube dorsal (PIZON) est selon moi le cordon viscéral (VAN BENEDEN et JULIN), qui forme d'abord la lumière de l'axe nerveux, se sépare graduellement des parties différenciées, propres à la période larvaire (vésicule sensorielle, ganglion viscéral, système nerveux caudal) et se prolonge en avant pour former le pavillon vibratile ⁽¹⁾.

(1) Cette partie du présent mémoire était déjà rédigée quand a paru une note de PIZON (89) sur les mêmes questions ; les conclusions, confirmant partiellement celles du même auteur au sujet de la larve des *Botryllidæ*, que j'ai discutées dans le texte, sont opposées aux miennes. D'après PIZON, dans les larves de *Fragarium elegans*, GIARD et *Amaroucium Nordmanni* EDW. : 1° la cavité péribranchiale serait endodermique ; 2° le tube dorsal se formerait, comme l'auteur l'avait déjà décrit, par une évagination médiane de la cavité endodermique, correspondant à l'extrémité postérieure de ce tube : il se porterait en avant, « rencontrant sur son trajet la vésicule sensorielle, s'accolerait aux parois de celle-ci et finirait par s'ouvrir dans sa cavité » ; puis, l'extrémité antérieure du tube, gagnant toujours en avant, rencontrerait le siphon buccal et s'y ouvrirait (pavillon cilié). Pendant ce temps se serait perdue la communication postérieure du tube avec l'endoderme, puis celle avec la vésicule sensorielle. Le tube dorsal, chez la larve, aurait donc un développement semblable à ce qu'il est chez le bourgeon, à ses rapports près avec le système nerveux larvaire. Quant au ganglion définitif, il serait une prolifération de la paroi de la vésicule sensorielle.

Je ne veux pas rouvrir une discussion détaillée, pour laquelle je renvoie au texte ci-dessus que je maintiens entièrement : ce que PIZON décrit dans ses premiers stades, sous le nom de *tube dorsal* est, à n'en pas douter, ce que j'appelle avec VAN BENEDEN et JULIN *cordon viscéral* ; il est intimement lié au système nerveux et s'isole peu à peu ; on le voit résulter de la transformation de la cavité de l'axe nerveux telle qu'elle existe avant la formation de la vésicule sensorielle, et c'est la raison pour laquelle il communique avec celle-ci dès le début. De plus, par son aspect, il diffère considérablement des cellules endodermiques.

En dehors de ces questions de faits, la communication temporaire d'un diverticule endodermique avec la vésicule cérébrale, telle que le décrit PIZON, me paraît difficile à expliquer. J'aurais conçu, *à priori*, le tube dorsal, ou bien comme partie intégrante du système nerveux, s'en différenciant et se séparant des parties larvaires, (c'est ce qui me paraît résulter des faits), ou bien, organe indépendant, simplement contigu à l'axe nerveux, comme PIZON l'avait décrit dans son mémoire sur les *Botryllidæ*. Quant à la communication elle-même du tube dorsal et de la vésicule sensorielle, son existence se trouve confirmée une fois de plus.

Je renvoie au texte ci-dessus pour ce qui concerne l'origine du ganglion définitif et celle de la cavité péribranchiale.

2^o Développement du système neuro-hypophysaire dans le bourgeon.

Les mêmes discordances, qu'au sujet de la larve, se retrouvent ici dans les opinions des auteurs. Et ces discordances persistent dans les mémoires les plus récents ; dans ces conditions, j'ai cru qu'il y avait intérêt à reprendre moi-même l'examen de cette question. Comme elle a été exposée en détail dans des travaux antérieurs, je me contenterai d'exposer rapidement mes propres résultats.

Parmi les ascidies que j'ai étudiées, celle qui m'a fourni les matériaux les plus favorables est *Glossophorum luteum*. HJORT (48) a tout récemment décrit les mêmes phénomènes chez *Glossophorum sabulosum* et mes observations confirment les siennes.

Quand le post-abdomen se tronçonne (fig. 47) pour former les bourgeons, on constate que l'une des faces de la cloison épicaudique (celle qui est opposée aux organes génitaux, la face ventrale par conséquent) s'épaissit (fig. 44-46), tandis que l'autre reste mince. Elle présente en même temps plusieurs replis, deux latéraux et un médian (fig. 44). Au moment où les bourgeons s'isolent les uns des autres (fig. 48), le repli médian s'est fortement accentué, et, atteignant la face de la lame épicaudique restée mince (fig. 45), il se soude à elle sur une certaine longueur ; la cavité épicaudique unique se trouve ainsi remplacée par deux tubes latéraux (1) (fig. 46). Ceux-ci, qui occupent la région antérieure de chaque bourgeon, ne tardent pas à se souder à nouveau par leur partie supérieure, et la région où s'est opérée cette fusion forme la cavité branchiale du bourgeon ; ils portaient, sur leur face externe, un diverticule formé de chaque côté par le repli latéral dont j'ai parlé au début ; ces deux diverticules deviennent la chambre péribranchiale. Le diverticule de gauche, à la base de la future branchie, donne une évagination

(1) Je n'ai pas fait de figures détaillées de ces processus qui sont en grande partie connus ; ils se reproduisent à propos de la régénération de *Circinalium* et je les ai représentés dans ce cas.

qui monte rapidement, tout le long de la ligne dorsale, en se portant sur la ligne médiane. Cette évagination, d'abord aveugle, vient s'ouvrir ensuite par son extrémité supérieure dans la cavité branchiale et forme en ce point le pavillon vibratile. Pendant ce temps, la communication de l'extrémité postérieure avec la cavité endodermique s'est perdue, et l'organe forme maintenant un tube partant de la cavité branchiale, au voisinage du siphon buccal, sur la ligne médiane dorsale; il suit cette ligne entre la paroi branchiale et la paroi interne des sacs péribranchiaux qui sont venu se souder dorsalement. C'est le cordon viscéral de VAN BENEDEN et JULIN.

Vers le moment où s'ouvre le pavillon vibratile, on voit la partie dorsale du tube proliférer vers son extrémité supérieure; elle est formée en ce point de plusieurs rangées de cellules; cet épaississement n'est autre que le ganglion nerveux. Plus tard enfin, un épaississement de la paroi ventrale donne la glande hypophysaire.

Ces résultats, que j'avais obtenus dès le mois d'octobre 1893, sont identiques à ceux que HJORT a publiés tout récemment. En ce qui concerne l'origine du tube dorsal, l'auteur norvégien et moi, nous ne faisons que confirmer la description que PIZON (86) a donnée de ce processus pour les diverses familles d'ascidies composées.

Circinalium concrescens. — Je me contenterai de dire que cette ascidie, m'a fourni les mêmes résultats que *Glossophorum luteum*. Mais ici, la séparation du tube dorsal par son extrémité postérieure, d'avec la chambre péribranchiale, est plus précoce encore que chez *Glossophorum*.

Distaplia rosea. — Je n'ai pas suivi entièrement le processus chez cette ascidie; je me contente de signaler que l'observation de très jeunes bourgeons ne m'a pas confirmé la description de SALENSKY (98), d'après laquelle, dès que le bourgeon s'est individualisé, un certain nombre de cellules ectodermiques se grouperaient pour former le rudiment du tube dorsal. HJORT et M^{lle} BONNEVIE (49) ont tout récemment décrit sur *Distaplia magnilarva* la formation de cet organe, comme un diverticule médian de la cavité endodermique du bourgeon. Le ganglion nerveux est ici encore une prolifération de la paroi dorsale du tube dorsal.

Diplosoma gelatinosum. — Je rapporterai à propos du bourgeonnement de cette ascidie, les faits, d'ailleurs concordants avec les précédents, que j'ai observés relativement au développement du système neuro-hypophysaire.

Je ne me suis pas attardé davantage à la description minutieuse de processus déjà connus dans le détail; j'ai voulu simplement insister sur l'origine du tube dorsal, et mes conclusions, que je crois légitime d'étendre à toutes les ascidies composées, sont les suivantes :

1° La vésicule interne du bourgeon produit, conformément au mode décrit pour la première fois par PIZON, un tube dorsal.

2° Ce tube va s'ouvrir, par son extrémité supérieure, d'abord aveugle, dans la cavité branchiale, au voisinage du stomodœum, sur la ligne médiane dorsale. L'orifice ainsi formé est le pavillon vibratile.

3° Le tube dorsal n'est autre chose que le cordon viscéral de l'ascidie adulte.

4° Sa paroi prolifère, au voisinage de son extrémité antérieure, d'un côté (généralement dorsal) le ganglion nerveux, de l'autre et plus tard la glande hypophysaire.

Rapprochons maintenant ces résultats de ceux que nous avons obtenus sur la larve :

1° Chez la larve comme chez le bourgeon, le ganglion nerveux, le cordon viscéral, le pavillon cilié, et la glande hypophysaire forment un seul et même système d'organes, dont l'unité résulte du développement ci-dessus décrit. Les rapports des diverses parties, quant à leur provenance et quant à leur disposition réciproques, sont identiques dans les deux cas.

2° Entre la larve et le bourgeon existe une différence : tout le complexe chez la larve provenait de l'ectoderme ; chez le bourgeon il provient au contraire de la vésicule interne, qui partout (sauf chez les *Botryllidæ*) est d'origine endodermique.

III.

SUR LA MORPHOLOGIE DES BOURGEONS DES *DIDEMNIADÆ*.

Tandis que la morphologie générale des bourgeons des *Botryllidæ*, des *Distomidæ* et des *Polycliniidæ* est bien fixée, dans le cas des *Diplosomidæ* et des *Didemnidæ*, elle est encore très incertaine, comme il résulte des considérations historiques suivantes.

Les *Diplosomidæ* ont depuis longtemps attiré l'attention des naturalistes par ce fait que, chez tous les individus d'une colonie, certaines régions du corps sont répétées deux fois : ainsi les ascidiozoïdes ont deux thorax, souvent, il est vrai, inégalement développés, parfois deux abdomens, etc.. C'est ce fait qui leur valut leur nom.

GEGENBAUR (33) étudiant à Helgoland *Didemnum gelatinosum* Edw, qui n'est autre que *Diplosoma gelatinosum*, montra que l'œuf donne naissance à une colonie de deux individus également développés au moment de l'éclosion de la larve.

GANIN (32) dans un travail, dont malheureusement une note préliminaire a été seule publiée en allemand, précisa beaucoup nos connaissances sur le bourgeonnement dans ce groupe. Il énonça les faits suivants : chaque individu de *Didemnum (Diplosoma) gelatinosum*, se développe aux dépens de deux bourgeons ; l'un, bourgeon thoracique, produisant la branchie, le système nerveux, l'œsophage et le rectum (GANIN a même suivi assez complètement l'apparition et la transformation du système nerveux) ; l'autre, bourgeon abdominal, produisant l'anse digestive et le cœur. Les renseignements que l'auteur fournit sur l'organisation du second sont peu précis ; cela tient à l'insuffisance des méthodes alors employées.

GIARD (34) donna à ce bourgeonnement le nom de *pylorique* ; mais, arrêté par les mêmes difficultés que GANIN, il ne put nous faire connaître plus complètement l'organogénèse dans les bourgeons abdominaux. De plus il admit, pour les *Didemniens* et les *Diplosomiens*, l'hypothèse aujourd'hui abandonnée d'une production de bourgeons, aux dépens des prolongements ectodermiques partant de

la région viscérale; enfin, il refusa aux Didemniens le mode de bourgeonnement que GANIN venait de décrire chez les Diplosomiens.

DELLA VALLE (26), en 1880, fit faire un progrès marqué à la question. Groupant tous les Didemniens et les Diplosomiens en une famille, il y bouleversait les genres établis, d'une manière d'ailleurs assez malheureuse, quoiqu'elle fut la conséquence d'une connaissance anatomique plus complète. En l'absence de description de l'espèce qu'il a surtout étudiée (*Trididemnum Benda*), on doit la rapporter d'après les figures au genre *Didemnoïdes* (sensu LAHILLE; o spicule, 3 rangées de trémas). Il reconnut une concordance générale des phénomènes blastogénétiques dans tous le groupe des *Didemnidae* et des *Diplosomidae*. La blastogénèse est moins active dans les genres *Leptoclinum*, *Didemnum*, *Didemnoïdes* que dans *Diplosoma*, qui avait été étudié jusque-là. Grâce à cette circonstance, il put suivre assez exactement l'apparition des organes dans les deux catégories de bourgeons (thoraciques et abdominaux, qu'il a appelés péritonéaux et œsophagiens). Malheureusement sa description est dominée par l'application qu'il y a tentée, de la théorie du coelome des frères HERTWIG, de sorte qu'il a méconnu les rapports entre le bourgeonnement de ces formes, et celui des autres ascidies composées. Néanmoins, son mémoire apporte la connaissance de nombreux faits; il a vu notamment, que dans le bourgeon abdominal, l'œsophage du parent donnait un diverticule qui devenait l'anse digestive du blastozoïde et ses figures ont nettement mis en évidence les complications singulières dans la forme des individus, introduites par le mode de blastogénèse (1).

Depuis DELLA VALLE, on a peu ajouté à nos connaissances sur le bourgeonnement des Diplosomiens. JOURDAIN (50), sur une espèce qu'il appelle *Brevistellium zosterarum* (c'est un *Diplosoma*, peut-être *D. spongiforme*), a décrit les mêmes processus que ses prédécesseurs.

(1) On est par suite assez étonné de lire dans une note de OKA (82) intitulée : « Die » *periodische Regeneration der oberen Körperhälfte bei den Diplosomiden* » et parue en 1892, que cette régénération (qui n'est d'ailleurs que la production de bourgeons thoraciques) » ist bisher unbekannt geblieben » ; dans la figure jointe à cette note est représenté un bourgeon ; ce ne peut être qu'un bourgeon thoracique, et il proviendrait de l'œsophage, ce qui est inexact.

Et même, tandis que le progrès de nos connaissances unifiait dans une large mesure, par la considération des tubes épicaudiques, les processus blastogénétiques dans les divers Tuniciers, le bourgeonnement des Diplosomiens semblait s'écarter davantage du schéma général, comme témoigne ce passage de LAHILLE (63) (p. 120) : « L'absence du tube endodermique secondaire (Epicarde) existe » chez tous les *Didemnidae* que j'ai examinés, et je considère cette » absence comme étant en rapport avec le mode de bourgeonnement » de ces animaux. Le tube endodermique secondaire est avant tout » chargé de la fonction de reproduction asexuée. Mais, du moment » que les bourgeons des *Didemnidae* naissent directement de l'œsophage, le tube endodermique secondaire devient alors superflu et » ne se développe pas chez ces animaux. La blastogénèse œsophagienne directe a fait place peu à peu à une blastogénèse indirecte » ou pharyngienne, bien plus avantageuse aux colonies (1) ». Pour LAHILLE donc, la blastogénèse des Diplosomiens se fait entièrement aux dépens de l'œsophage.

Depuis, SALENSKY (99) a consacré un important mémoire au développement de l'œuf de *Diplosoma Listeri*, (= *D. Gelatinosum*) où il a suivi pas à pas la formation des deux premiers individus de la colonie. Il sortirait de mon plan d'analyser ici ce travail, qui est une base solide pour nos connaissances sur l'embryologie des Diplosomiens. Je note seulement que SALENSKY (2) a observé et figuré les ébauches des bourgeons que présentent les deux individus, mais son attention n'a pas été spécialement appelée sur eux et il les regarde à tort comme des évaginations de l'œsophage. Il en dit simplement au reste : « die beiden Knospen sind sehr einfach, nämlich nichts » Anderes als Ausstülpungen der Wand des Oesophagus, welche » sich in zwei ungleich grosse blinde Säcke erweitert. Keine » anderen Organe des künftigen Ascidienleibes sind in diesen

(1) Il y aurait beaucoup à dire sur ce passage, qui est précédé d'un autre (p. 119) où LAHILLE déclare que les tubes épicaudiques disparaissent sur l'adulte. Nous verrons plus loin que le fait est inexact. En en supposant un instant l'exactitude, pourquoi la blastogénèse œsophagienne indirecte serait-elle « bien plus avantageuse aux colonies » ? On trouve ainsi, à chaque instant, dans beaucoup de travaux, des appels, dépourvus de toute justification, au principe d'utilité, pour expliquer telle ou telle disposition.

(2) SALENSKY critique avec raison l'opinion exprimée, très incidemment d'ailleurs, par PIZON selon lequel, au moment de l'éclosion, l'oozoïde seul présenterait un bourgeon.

» Knospen vorhanden. Ich habe die Entwicklung der so einfach
» angelegten Knospen einstweilen nicht speciell studirt, kann aber
» nach dem, was ich beim Ueberblick über die Präparate wahr,
» genommen habe, behaupten, dass die beiden erwähnten
» Aussackungen, die Anlagen des ganzen Kiemendarmapparates
» sind. Aus der einen davon, bilden sich Kiemensack und Oeso-
» phagus, aus der anderen Magen und Darm. » (p. 467).

Les faits connus me semblaient pouvoir se ramener plus étroitement au mode de bourgeonnement des autres ascidiens, en ce qui concerne surtout le rôle des tubes épicaudiques et j'en avais repris l'étude à ce point de vue; j'en ai communiqué les résultats dans une note préliminaire qui a paru quelques jours avant le mémoire de SALENSKY cité ci-dessus. Contrairement à l'opinion de LAHILLE, le bourgeonnement des Diplosomiens ne peut être considéré comme dépendant entièrement de l'œsophage, et à cet égard les quelques lignes de SALENSKY, d'ailleurs très incidentes dans son mémoire, sont également inexactes.

J'arrive donc à la description de mes observations; je la bornerai encore aux points en litige, c'est-à-dire surtout au rôle du système épicaudique, qui est fondamental et a été méconnu complètement jusqu'ici. J'ai étudié surtout *Diplosoma gelatinosum* (= *D. Listeri*); la blastogénèse y est continue et les individus sont souvent compliqués par ce fait; mais l'examen de matériaux restreints donne de nombreux stades et l'absence de spicules est précieuse. J'ai vérifié le parallélisme complet des processus sur *Leptoclinum gelatinosum* et un *Didemnum* ⁽¹⁾ par des préparations *in toto* et par des coupes sériées — Ma description se rapporte à *Diplosoma gelatinosum*.

1^o Bourgeon thoracique.

L'épicarde n'est pas, chez les Didemniens, comme le déclare LAHILLE, une formation temporaire. Si l'on fait des coupes sur un adulte, on trouve, sur la face ventrale du sac viscéral, au-dessus du péricarde,

(1) Probablement *Didemnum cereum*, qui m'avait été rapporté de la Hague par M. MESNIL.

et venant s'appliquer sur lui par leurs extrémités, deux tubes qui d'après leurs connexions sont les tubes épicaudiques. Les fig. 78 d, 81 représentent ces tubes chez *Diplosoma gelatinosum* et *Leptoclinum gelatinosum*. SALENSKY, du reste, dans son mémoire sur le développement de *Diplosoma Listeri* (= *D. gelatinosum*), arrive, d'une autre façon, à donner cette signification à ces tubes. Ils les ont vu se détacher de la cavité branchiale, et s'appuyer sur le péricarde par leur extrémité. Ils sont bien les homologues de l'organe épicaudique auquel VAN BENEDEN et JULIN ont donné ce nom chez la Claveline.

Ces deux tubes sont complètement séparés; ils sont fortement aplatis dans le sens latéral. Ils se terminent sur leur bord intérieur, c'est-à-dire dorsal, par un véritable biseau; le bord tourné vers l'ectoderme, c'est-à-dire ventral, est au contraire arrondi. Nous appellerons internes leurs faces en regard, externes les autres.

Ces tubes sont en voie de prolifération cellulaire continue et jouent le rôle principal dans le bourgeonnement qui commence aussitôt après la fixation de la larve. Sur le têtard à l'éclosion, on les voit (SALENSKY les a d'ailleurs figurés) et on peut déjà les considérer comme l'ébauche d'un bourgeon, mais ils ne subissent qu'après la fixation les transformations qui donnent successivement les divers organes.

La première modification qu'ils présentent est l'épaississement de leurs parois, sur leur bord ventral (tourné vers l'extérieur). A vrai dire, cette modification est perpétuelle chez *Diplosoma*, par suite de la continuité de la blastogénèse; on trouve toujours dans cette région des figures karyokinétiques. A l'endroit où se forme un bourgeon, ils s'élargissent dans leur partie ventrale et se soudent, formant une cavité unique, qui est le rudiment de la chambre branchiale du nouvel individu (fig. 73). En examinant des bourgeons *in-toto*, soit de *Diplosoma* soit de *Leptoclinum* ou de *Didemnum*, on rencontre fréquemment ce stade; la chambre branchiale nouvellement formée se trouve portée par un double pédicule (les tubes épicaudiques), ayant la forme d'un Y, comme l'avait constaté JOURDAIN. Le mode de formation de la chambre branchiale est, jusque dans le détail, homologue de celui que l'on constate chez les *Polyclinadæ*; là aussi, comme je l'ai rappelé plus haut, il y a prolifération cellulaire sur la face ventrale du système

épïcärdique, retour de la cavité épïcärdique unique à la forme de deux tubes, qui se soudent ensuite par les parties ventrales. L'œso-phage n'a, comme on le voit, aucun rôle dans ce processus, contrairement à ce que pensent LAHILLE et SALENSKY.

Le développement de cette ébauche a entraîné dans cette région le refoulement de l'ectoderme, dont l'épithélium est devenu cubique, à cet endroit. Nous appellerons superficielle, celle des faces de la cavité branchiale du bourgeon, qui est tournée vers l'extérieur. Elle correspond au bord ventral des tubes épïcärdiques, et à la face ventrale du progéniteur ; ce sera également la face ventrale du bourgeon et l'endostyle se formera sur la ligne de soudure des deux tubes.

Déjà, dès le moment où se formait la vésicule branchiale, chacun des deux tubes épïcärdiques portait sur sa face externe un diverticule (fig. 73) qui est le rudiment de la chambre péribranchiale ; c'est un processus homologue à ce qui existe chez toutes les autres synascidies. Les deux diverticules péribranchiaux se développent rapidement et se rejoignent dorsalement.

Au début de la formation de la cavité péribranchiale s'est ébauché le système nerveux. C'est un diverticule, partant du tube épïcärdique gauche, à la base de la cavité branchiale. Les fig. 74 *a-d* correspondent aux débuts de ce diverticule qui est encore en continuité avec le tube épïcärdique comme le représente, à un fort grossissement, la fig. 74 *d*. Ce mode de formation est exactement parallèle à ce que nous avons vu dans les autres synascidies et conforme à la description que PIZON a donnée pour celles-ci. C'est le tube dorsal. Il court, tout le long de la ligne médiane de la cavité branchiale, sur la face profonde ou dorsale de celle-ci (sur la face opposée, s'est dessiné le sillon endostylaïre). Le tube dorsal est renflé en massue, à son extrémité supérieure, par laquelle il vient déboucher dans la cavité branchiale et y former le pavillon cilié. Sa communication, par son extrémité inférieure, avec le tube épïcärdique gauche, s'est très rapidement perdue.

Le ganglion nerveux se forme comme un épaississement local sur la face dorsale du tube. La fig. 75 représente une coupe dans cette région, à un fort grossissement et on constate une continuité complète, entre le tube lui-même et les cellules qui sont le rudiment du ganglion ; d'ailleurs on ne voit se détacher aucune cellule de

l'ectoderme, et l'on ne peut attribuer à ce feuillet l'origine du ganglion nerveux. En même temps les deux diverticules péribranchiaux ont enveloppé la cavité branchiale et les trémas se sont percés : puis deux invaginations de l'ectoderme ont donné les deux siphons.

Le thorax du nouvel individu est complètement constitué et par des processus entièrement homologues de ce qui existe chez les *Polycliniadæ* par exemple, en dehors de toute intervention de l'œsophage du parent.

Les deux tubes épicaudiques restent assez longtemps en libre communication avec la chambre branchiale du bourgeon ; le tube droit, au point où il y débouche, s'élargit, puis forme un diverticule dont il s'isole progressivement et qui va rejoindre l'œsophage du parent ; c'est l'œsophage du bourgeon. Il apparaît également au même point précis que l'ébauche de l'anse digestive, dans le cas des *Polycliniadæ* ou des *Distomiadæ*, mais ici il ne produit que l'œsophage.

Peu à peu, les deux tubes épicaudiques se séparent de la chambre branchiale et se retirent dans la partie pédonculaire, reliant le bourgeon au parent.

Il reste encore à décrire le développement du rectum, que l'on voit déboucher à ce moment dans la cavité péribranchiale. Il se rencontre sur les coupes, dès les stades très jeunes, au moment où se forme la cavité branchiale. C'est un diverticule qui se détache du rectum du parent et se dirige, en longeant à l'extérieur le tube épicaudique gauche, vers la cavité péribranchiale, où il débouche plus tard. Les fig. 73 *a-c* le représentent à ce premier stade, où il n'a pas encore atteint cette dernière.

Les organes, dont nous venons de décrire l'apparition, constituent dans leur ensemble le thorax d'un individu ; ils forment un bourgeon thoracique, suivant la terminologie de GANIN (bourgeon péritonéal de DELLA VALLE). Notons seulement ici que l'organe épicaudique a joué, dans cette formation, un rôle absolument comparable à ce que nous trouvons dans les autres synascidies (*Polycliniadæ*, *Distomiadæ*). Ce sont les organes dérivés de lui, tels que l'œsophage, qui n'ont pas reconstitué l'individu entier. Notons encore que l'œsophage du parent n'y a nullement participé.

Le développement du bourgeon thoracique est identique dans les *Didemnum* et les *Leptoclinum*.

2^o Bourgeon abdominal.

Passons maintenant à l'ensemble d'organes que GANIN avait appelé bourgeon abdominal (bourgeon œsophagien de DELLA VALLE). Il se compose, comme l'ont montré les recherches antérieures, de l'anse intestinale (moins l'œsophage et le rectum), du cœur et des organes génitaux.

DELLA VALLE a très bien observé le développement de l'anse digestive ; c'est un diverticule de l'œsophage du parent. On trouve, sur les coupes de cet œsophage, une région en forme de gouttière, prenant fortement les colorants : les noyaux présentent un nucléole très net, et beaucoup sont en karyokinèse (fig. 74*d*). Il se forme ainsi un diverticule qui s'allonge progressivement et forme l'anse digestive du bourgeon ; en se recourbant, elle finit par déboucher dans le rectum du parent. Il s'y différencie un renflement stomacal, une glande intestinale, etc. Je n'insiste pas sur ces points, bien décrits antérieurement.

Je me contente de marquer le rôle des tubes épicaudiques ; ils s'engagent dans la hernie formée par le bourgeon (fig. 76-78). Vers leur extrémité, ils prennent une forme régulièrement tubuleuse et se soudent, constituant ainsi un U. Les fig. 76 *a, b*, représentent des coupes de ce stade. Puis il se produit un pincement sur chacun d'eux, au voisinage de l'extrémité des branches de l'U. C'est à ce stade que sont empruntées les trois coupes fig. 77. Le sommet de la boucle de l'U se détache et n'est autre chose que le péricarde du bourgeon. Ce mode de formation du péricarde est encore homologué de ce que nous connaissons dans les autres groupes.

Le cœur, une fois formé, grandit rapidement et reste en contact avec les extrémités des deux tubes épicaudiques ; c'est la partie de ceux-ci voisine du cœur qui persiste et produit les futurs bourgeons thoraciques.

Quant aux organes génitaux, on les voit apparaître au contact de l'ectoderme du bourgeon abdominal où l'on distingue quelques ovules. Suivant PRIZON (88), ils sont en continuité avec ceux du progéniteur. Je n'ai pas constaté le fait sur *Diplosoma* mais je ne me refuse pas à

l'admettre (1) ; il est certain qu'ils sont plus développés, à des stades correspondants, dans les bourgeons produits au début de l'été, que dans ceux qui apparaissent en hiver.

*
* *

Je n'ai jugé utile d'insister, dans ce qui précède, que sur les points restés jusqu'ici plus ou moins obscurs ; comme on l'a vu par l'exposé historique, le rôle des tubes épicaudiques dans le bourgeonnement avait été méconnu, même par les auteurs les plus récents qui assignaient aux Diplosomiens un bourgeonnement œsophagien direct complet.

Nous avons vu au contraire que le bourgeon thoracique se développe aux dépens de l'épicaud par des processus entièrement homologues de ceux que l'on rencontre dans la blastogénèse des autres Synascidies ; la différence la plus importante est dans l'évolution du diverticule, qui ailleurs donne tout le tube digestif ; il ne produit ici que l'œsophage, et le reste de l'anse intestinale est fournie par celle du parent. Le tube digestif du blastozoïde adulte résulte de la soudure de trois ébauches d'abord indépendantes : l'œsophage qui provient du bourgeon thoracique, le rectum qui est un diverticule du rectum du parent et le reste de l'anse, qui est une production de l'œsophage du parent.

(1) Cela est d'accord avec ce que nous connaissons dans d'autres groupes de Synascidies. KOVALEVSKY a nettement établi cette continuité pour *Didemnum* (*Distaplia*) *styliferum*, et il est très facile de le vérifier sur les divers *Distaplia*, dont les bourgeons les plus jeunes présentent des ovules ; quand un bourgeon se divise, chacune des deux portions emporte une partie de ces cellules génitales. KOVALEVSKY a également énoncé le même fait pour *Amaroucium proliferum*, et j'ai pu le vérifier dans les diverses espèces d'Aplidiens que j'ai étudiées. PIZON l'a constaté également. Dans les Botrylles, DELLA VALLE a indiqué la transmission des organes génitaux d'un blastozoïde à l'autre ; PIZON a donné depuis une étude précise de ce phénomène. Je ne crois cependant pas que ceci soit tout à fait général ; les observations de VAN BENEDEN et JULIN sur *Perophora* me paraissent inattaquables. Dans chaque blastozoïde, les organes génitaux, se forment, aux dépens d'une ébauche mésodermique nouvelle. Du reste, il n'y a pas incompatibilité entre les deux processus. Dans les *Botryllidæ* même, si chaque blastozoïde hérite d'un certain nombre d'éléments sexuels de générations antérieures, il y a, à chaque génération aussi, adjonction de nouveaux éléments mésenchymateux.

Il convient de revenir quelque peu sur le fait que chaque individu est formé par la réunion de deux ébauches distinctes ; en réalité, elles ne sont pas complètement indépendantes l'une de l'autre ; le premier bourgeon que l'on rencontre, au-dessous de la branchie d'un individu de *Diplosoma* est un bourgeon thoracique ; l'origine de l'activité blastogénétique pour ce bourgeon est dans les tubes épicaudiques ; mais elle a pour conséquence immédiate (indépendamment de tout bourgeon abdominal) de déterminer, sur le rectum du parent, la formation d'un diverticule qui sera le rectum du nouvel individu.

La production d'un diverticule de l'œsophage, donnant la masse principale de ce que l'on a appelé le bourgeon abdominal, est une conséquence de même ordre, et, au point de vue morphologique, il n'y a pas de raison pour lui attribuer une importance différente. Du reste, cette formation est due aussi à la prolifération des tubes épicaudiques qui donnent le cœur du bourgeon, il y a continuité entre la partie de ces tubes, aux dépens de laquelle se forme le cœur et celle qui donne les organes du thorax. C'est un seul et même ensemble. Les deux bourgeons ne sont donc pas indépendants l'un de l'autre ; mais il peut se produire des différences de rapidité dans leur évolution.

Quant à la réunion des deux groupes d'organes, pour former un seul individu, elle est assurée par ce fait que, sur l'œsophage du parent, la zone de prolifération qui a donné l'anse intestinale est très étendue ; on la retrouve sur un grand nombre de coupes, constituant une gouttière qui joint le point où débouche le nouvel œsophage à celui d'où se détache l'anse intestinale nouvelle. Peu à peu, cette gouttière, dont les éléments cellulaires sont plus colorables et prolifèrent, se transforme en un tube qui se sépare de l'œsophage du progéniteur. Les mêmes faits se produisent sur le rectum ; et ainsi s'isole complètement l'anse intestinale entière, liée au thorax nouvellement produit. Les deux masses thoracique et abdominale forment des saillies enveloppées par l'ectoderme qui s'est pincé à leur base. Ce pincement a déterminé la séparation du tronçon des tubes épicaudiques qui existe dans le bourgeon abdominal, d'avec ceux du parent. Les divers organes sont ainsi isolés et

les deux individus, progéniteur et blastozoïde, se séparent facilement. Sur le dernier a déjà commencé la formation de bourgeons nouveaux.

Les *Didemnum* et *Leptoclinum* présentent des faits absolument identiques (1).

(1) Pendant la correction des épreuves de ce travail, a paru un nouveau mémoire de SALENSKY (99, *Beitr. zur Entw. der Synascidien.* — 2 *Ueber die Entwicklung von Didemnum niveum*; 3 *Allg. Theil.* — Mitth a. d. z. St. Neapel T. 11 1895), que l'auteur a eu l'amabilité de m'adresser et qui touche à plusieurs des points traités dans ce chapitre. Je n'ai pu en prendre encore qu'une connaissance très superficielle. J'y relève cependant : 1° qu'il apporte un nouveau témoignage en faveur de l'origine ectodermique de la cavité péribranchiale de la larve ; la description de SALENSKY sur *Didemnum niveum* est à peu près identique à celle que je donne ; 2° que d'après lui le ganglion définitif des larves des Didemniens et des Diplosomiens naît suivant le mode que j'ai décrit ici pour *Circinalium* (aus einer Anschwellung der hinteren Wand des Trichters ; p. 521).

CHAPITRE II.

PHÉNOMÈNES CONSÉCUTIFS A LA MUTILATION DES CORMUS DE *CIRCINALIUM CONCRESCENS*.

Les phénomènes de régénération, que je vais étudier maintenant, ont été obtenus à la suite de traumatismes que j'avais produits sur des colonies de *Circinalium conrescens*, pour observer s'il y avait, dans ce cas, des phénomènes d'histolyse dans les organes génitaux. Je me suis convaincu de la réalité de celle-ci et de son parallélisme avec celle que l'on observe, quand le post-abdomen d'un individu se segmente, pour former des bourgeons. Je n'aurai donc que peu de choses à en dire et j'examinerai d'abord les phénomènes morphologiques.

La régénération, dans les divers groupes du règne animal, a été l'objet de très nombreuses recherches dans ces dernières années ; on l'a étudiée sur l'adulte, sur l'embryon, sur l'œuf en segmentation ; l'une des préoccupations dominantes a été de voir dans ces phénomènes, comment se comportent les feuilletés ou les tissus qui en sont dérivés, lors de la formation des nouveaux organes ; d'une façon générale, on a constaté un parallélisme entre les formations embryonnaires et les processus de la régénération. Je ne ferai aucune revue d'ensemble des travaux relatifs à ces questions, renvoyant aux articles que BARFURTH (4) a consacrés à cette bibliographie, dans *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*. Je dirai seulement ce que l'on sait sur la régénération chez les Tuniciers.

1° PHÉNOMÈNES MORPHOLOGIQUES.

La première étude que nous en trouvions, est celle de GIARD, (34) qui fit sur *Morchellium Argus* les traumatismes dont je reprends l'étude aujourd'hui. Il constata la régénération des individus, mais ne put l'observer qu'*in toto*, et dut se contenter de quelques indications sur la réapparition des organes.

LOËB (68), beaucoup plus récemment, et peu après lui MINGAZZINI (78) ont observé la reconstitution d'individus de *Ciona intestinalis* mutilés. Ils sectionnèrent l'extrémité des siphons et la virent se reformer en dix jours ; les siphons nouveaux étaient plus longs que les primitifs. MINGAZZINI a obtenu cette régénération plusieurs fois successivement sur le même individu. Ils coupèrent également le ganglion nerveux et ses annexes, en enlevant toute la partie supérieure de l'animal ; au bout d'un mois, en été, la réparation était achevée. LOËB a constaté des phénomènes d'hétéromorphose intéressants dans cette reconstitution. En ce qui concerne le mode de formation des organes régénérés, nous n'avons que peu de renseignements. MINGAZZINI suppose qu'ils se reforment par les mêmes processus que dans le développement normal ; mais il serait intéressant de reprendre ces expériences en détail, de chercher par exemple, d'une façon précise, comment se régénère le système nerveux. A cela se bornent toutes nos connaissances sur la régénération chez les Tuniciers.

Les expériences, auxquelles je me suis livré, ont porté sur *Circinalium concrescens*. J'ai répété sur cette espèce celles de GIARD sur *Morchellium Argus* ; elles consistent à trancher, d'un coup de ciseaux, les extrémités supérieures des coenobies, renfermant les thorax et les abdomens des divers individus. J'ai fait cette opération, soit sur des cormus laissés en place à la plage, soit sur des cormus détachés et transportés au laboratoire. Dans les deux cas, on obtient facilement la régénération. De l'ensemble des essais, je puis d'abord déduire deux conclusions générales : 1° la rapidité de la régénération dépend largement de la température ; plus celle-ci est élevée, plus la reconstitution des individus est rapide. Cela est d'accord d'ailleurs, avec ce que l'on a observé dans les divers groupes d'animaux ; 2° elle dépend aussi de l'aération. La régénération s'est faite beaucoup plus rapidement sur des cormus laissés en place, et sur lesquels passait par suite une très grande quantité d'eau bien aérée, que sur ceux qui étaient placés dans des aquariums, où l'eau n'était pas renouvelée. La température était la même. Je n'insiste d'ailleurs pas sur cette différence, que d'autres auteurs ont rencontrée dans des cas analogues ; en particulier, DAVENPORT (22) l'a signalée récemment, sur les Hydroïdes. Il a constaté que la régénération des hydranthes d'*Obelia* était d'autant plus rapide et plus sûre, que l'eau où on conservait les colonies était plus fréquemment renouvelée.

J'arrive maintenant à la description des faits eux-mêmes.

Je distinguerai dans la description trois cas, suivant que les individus considérés auront été atteints par la section, dans le post-abdomen, c'est-à-dire au-dessous de l'anse digestive; dans l'abdomen, c'est-à-dire que l'anse digestive aura été partiellement enlevée; ou enfin à hauteur de la branchie. Les expériences que je décris ici ont été faites en juin et juillet par une température moyenne de 15-20 degrés centigrades.

1^{er} cas. — *La coupe atteint l'individu au-dessous de l'anse digestive.*

Il reste de l'individu une portion plus ou moins considérable du post-abdomen; c'est-à-dire ce qui, dans la blastogénèse, fournit les bourgeons. Il se reconstitue, en général, aux dépens de cette portion restante, un seul individu. Ce n'est que très rarement qu'il y a fragmentation du post-abdomen, et production d'une série de bourgeons. La reconstitution des parties disparues peut donc être considérée comme une simple régénération.

Après la section, l'individu s'est fortement contracté grâce aux muscles longitudinaux du post-abdomen. Il s'est ainsi retiré au fond de la loge qu'il occupait dans la tunique commune. Il se fait d'abord une cicatrisation de l'orifice formé par la coupe. Elle se produit par rapprochement des bords de l'ectoderme. Celui-ci se referme en laissant parfois au dehors des lambeaux des tissus existant à hauteur de la section. Dans la partie de la loge qui n'est plus occupée par l'animal, on trouve alors des débris cellulaires assez nombreux, provenant surtout des organes génitaux; quelquefois une ampoule testiculaire se rencontre ainsi, isolée dans la tunique; quelquefois même un tronçon entier du post-abdomen est en quelque sorte rejeté; au-dessous s'est fait un pincement, isolant la portion qui se régénérera. Ces divers fragments n'ont pas été détachés par la section, qui a été faite nettement d'un coup de ciseaux. D'ailleurs, quand le post-abdomen se sépare des portions supérieures de l'individu, au moment du bourgeonnement normal, on trouve aussi, dans la partie où la loge n'est plus occupée, des traînées de cellules ainsi isolées. Nous reviendrons plus loin sur le sort de ces éléments.

La cicatrisation, en été (juin), est généralement accomplie au bout de 12 heures; elle est, en tout cas, complète après 24 heures. Elle ne paraît pas entraîner de multiplication cellulaire active. En étudiant avec soin l'ectoderme dans ces conditions, on ne trouve pas de figures karyokinétiques pendant cette première période. Il y a eu simple rapprochement des deux lèvres. Les deux lames de l'épicarde se sont soudées de même.

C'est aux dépens de la cloison épicaudique, à l'extrémité supérieure, que se reformeront tous les organes.

La première modification qu'elle présente (fig. 87), est un épaississement de celle de ses lames qui est située du côté ventral [opposée au compartiment du post - abdomen, renfermant les organes génitaux (1)]. L'épithélium, de pavimenteux qu'il était, est devenu fortement cubique. La face dorsale au contraire n'est pas sensiblement modifiée.

En même temps, dans le plan de symétrie, la lame ventrale forme une saillie *s*, qui s'avance vers la lame dorsale; à la fin du deuxième jour celle-ci a été rejointe par la saillie *s*, qui s'est soudée à elle, et ainsi, sur une certaine longueur, à la partie supérieure de l'individu, la cavité unique de l'épicarde est remplacée par deux tubes droit et gauche. Ces transformations ont été accompagnées d'une dilatation dans le sens dorso-ventral, c'est-à-dire perpendiculaire à l'aplatissement ordinaire de l'épicarde.

Il ne tarde pas à y avoir, de nouveau, soudure des deux tubes résultant du dédoublement de la cavité épicaudique, dans leur portion terminale : c'est la région où se fait cette réunion, qui deviendra la chambre branchiale; elle va s'accroître rapidement en longueur. Au-dessous d'elle, nous trouvons toujours, sur une certaine étendue, les deux tubes épicaudiques séparés, communiquant avec elle largement d'abord, puis par des orifices plus étroits qui se refermeront enfin complètement. La chambre branchiale présente de très bonne heure, le long de la ligne de soudure ventrale de ses deux moitiés, un sillon qui est l'ébauche de l'endostyle; deux diverticules latéraux qui s'étaient ébauchés très tôt dans la région branchiale deviennent les rudiments de la cavité péribranchiale. Leur apparition est précoce, comme dans le bourgeonnement.

(1) C'est cette face qui s'épaissit aussi au moment du bourgeonnement (V. supra p. 98) et c'est elle qui, sur le têtard, renferme les matières de réserve.

On aperçoit maintenant, sur la ligne médiane dorsale, un tube qui se dirige vers l'extrémité antérieure et est renflé à sa terminaison, c'est le futur système nerveux ; son origine est la même que dans les divers cas de bourgeonnement dont nous avons parlé plus haut, mais est cependant ici assez difficile à saisir ; il se détache du tube épocardique *gauche*, au moment où les deux moitiés de l'épicarde ne se sont pas encore soudées. C'est cette base *td* que l'on voit dans la fig. 88. Ainsi, c'est par son extrémité inférieure qu'il se détache de la cavité branchiale, et sa communication avec celle-ci, par l'extrémité supérieure, n'est ici encore que secondaire, comme dans les bourgeons. Son évolution ultérieure est également la même ; c'est par un épaississement de la face dorsale que le ganglion prend naissance ; les fig. 90 et 92 représentent le début de cet épaississement ; on constate une continuité parfaite entre les cellules formant l'ébauche du ganglion et la paroi du tube ; celles-ci perdent peu à peu du côté dorsal le caractère épithélial qu'elles ont très nettement du côté ventral. A ce stade, le tube se trouve séparé de l'ectoderme par la tunique conjonctivo-musculaire qui est déjà formée (fig. 90).

L'ectoderme est ainsi nettement distinct de la formation que nous étudions, et ne montre d'ailleurs, dans ces régions, aucune apparence de prolifération ; on ne saurait lui rapporter l'origine du ganglion nerveux. Celui-ci a apparu au troisième jour après l'amputation des cormus.

Pendant que le système nerveux se différencie ainsi, les deux diverticules péribranchiaux s'accroissent et enveloppent la branchie pour se rejoindre entre eux sur la ligne médiane dorsale, en arrière du tube nerveux. Les fentes branchiales se percent successivement entre les deux cavités. A ce moment apparaît aussi le tube digestif qui est une évagination de la chambre branchiale, auprès du point où elle se continue avec le tube épocardique droit ; il forme d'abord un cul-de-sac, d'où se détache une branche montante qui sera le rectum ; on commence à distinguer les diverses parties, estomac, etc., vers le cinquième jour de la régénération ; la glande intestinale, en particulier apparaît d'une façon très précoce ; au début, son canal de communication avec l'estomac a une importance très considérable (fig. 85). Les divers organes sont donc reconstitués quatre à cinq jours après le début de la régénération ; il ne reste plus à considérer que la formation des deux siphons qui sont des invaginations de l'ectoderme, et qui s'ébauchent vers le même moment.

En somme, dans cette régénération, tous les processus ont été exactement semblables à ceux du bourgeonnement. C'est ce que GIARD avait indiqué d'une façon générale, n'ayant pu suivre la première apparition des organes sur des coupes ; les différences qu'il avait cru constater, notamment pour la formation de l'endostyle, n'existent pas et leur apparence a été probablement due à des contractions des individus observés vivants.

2^e cas. — *Individus sectionnés à hauteur de l'anse digestive.*

La présence d'une partie de l'anse digestive, dans la portion restante de l'individu, donne à ce cas un intérêt particulier ; il faut voir si elle sera éliminée ou si elle contribuera à la régénération et dans quelle mesure.

L'épicarde est encore atteint par la section ; il s'étend, comme on sait, tout le long de la région abdominale, unique au-dessous de l'estomac, formé de deux tubes séparés, dans la portion comprise entre celui-ci et la branchie ; sur tout ce trajet, il présente à l'état normal, un épithélium pavimenteux très aplati.

C'est encore lui qui joue le rôle fondamental dans la régénération, et ses transformations concordent avec ce que nous avons vu dans le cas précédent.

D'une façon générale, les régénérations sont moins rapides ; quand la section est faite à hauteur du post-abdomen, nous avons dit qu'au bout de quatre jours tous les organes étaient déjà formés ; il en est rarement de même ici ; et la durée de régénération paraît être très variable ; j'attribue ce fait à la présence de l'intestin. Celui-ci en effet était rempli au moment où la section a été faite, de matières en digestion. Avant que la cicatrisation ne se produise, celles qui existent dans la portion restante de l'intestin sont expulsées. Il est facile de reconnaître les cormus où les individus ont été coupés de cette façon. Quand la tunique a formé un moignon à la partie supérieure, elle renferme des amas de ces substances rejetées par les individus.

Si l'on examine ceux-ci, un petit nombre d'heures après l'amputation, leur tube digestif est encore occupé par ces paquets d'aliments, auxquels se joignent un grand nombre de débris cellulaires provenant

des parois de l'intestin, au point où il a été coupé. Ces cellules sont expulsées et se retrouvent ensuite dans la tunique. La cicatrisation est ainsi retardée et par suite aussi la régénération.

La cicatrisation se produit séparément pour l'ectoderme, pour l'épicarde et pour l'anse intestinale. L'épicarde se modifie comme précédemment ; dans la plupart des cas que j'ai examinés, la section avait été faite, au-dessous de l'estomac, à une hauteur où la cavité épicaudique est unique ; celle-ci commence par se scinder en deux tubes qui se souderont ensuite, pour former la nouvelle chambre branchiale. L'épithélium présente les mêmes transformations, il devient cubique. Il me suffira de dire, du reste, que les divers organes réapparaissent de la même façon que dans le cas précédent.

Il n'y a de différence que pour le tube digestif. La portion restante s'est cicatrisée à ses deux extrémités. Un diverticule de la chambre branchiale, à sa base, au voisinage du tube épicaudique droit, se porte à la rencontre de l'anse intestinale et s'y soude pour former l'œsophage et les parties supprimées par la section ; c'est ce que représente la fig. 89. Le rectum est au contraire produit par l'ancien intestin ; de l'extrémité distale de celui-ci, part un diverticule qui se soude ensuite au tube péribranchial gauche. On voit ce diverticule en r dans la fig. 84.

Nous voyons donc ici l'épicarde, subir les mêmes différenciations que dans le cas précédent et la réapparition des organes se faire encore par les mêmes processus que dans le bourgeonnement, mais il y a utilisation de la portion restante de l'anse digestive ; celle-ci aurait pu, *à priori*, dégénérer, comme c'est le cas pour une grande partie des organes génitaux, et l'on aurait pu s'attendre à ce que le diverticule de la chambre branchiale qui donne l'œsophage, régénérât tout l'appareil digestif.

Les processus typiques de la blastogénèse interviennent donc dans ce cas qui est indiscutablement une régénération. C'est une raison de plus pour donner à la reconstitution des individus dans le premier que nous avons étudié, et où tous les organes se reformaient à nouveau, la signification morphologique d'une régénération et non d'un bourgeonnement.

La façon dont se reconstitue le tube digestif me paraît intéressante à un autre point de vue ; il y a là une grande analogie avec ce que nous avons vu dans le mode de bourgeonnement des Diplosomiens ; je reviendrai d'ailleurs plus loin sur ce point.

Enfin, je fais remarquer combien cet exemple de régénération est de nature épigénétique. L'évolution d'un même tissu, l'épicarde, est fonction de l'état des tissus environnants ; elle varie suivant la nature des parties voisines. Or on ne peut supposer, il me semble, qu'aux différentes hauteurs, l'épicarde ne soit pas identique à lui-même, et ait intrinsèquement un pouvoir régénératif variable avec les points où on le considère.

3^e cas. — *Section à hauteur de la branchie.*

Les phénomènes sont ici des plus simples. Il y a cicatrisation de la plaie par l'ectoderme. Les autres tissus (tunique conjonctivo-musculaire, chambre péribranchiale, branchie) se réparent aussi séparément et il se reforme des trémas branchiaux dès le troisième jour de la régénération. J'ai représenté (fig. 86) un individu ainsi sectionné, à hauteur de la troisième rangée des fentes branchiales, et fixé trois jours après. On constate, outre la régénération des parties dont je viens de parler, que le système nerveux est représenté dans la région nouvelle, par un tube dorsal volumineux, qui ne débouche pas encore dans la chambre branchiale.

J'ai étudié avec soin cet organe sur plusieurs individus dont la régénération s'est effectuée dans ces conditions et je l'ai toujours vu en continuité avec le cordon viscéral.

J'en conclus qu'il se régénère aux dépens de ce dernier. Quant au ganglion nerveux lui-même, j'ai trouvé son ébauche à des stades un peu plus âgés de la régénération (vers le cinquième jour) ; il constitue un épaississement du tube dorsal, en parfaite continuité avec celui-ci. Il a donc, suivant moi, la même origine que dans tous les cas précédents. D'ailleurs, ici encore, dans les cas que j'ai examinés, l'ectoderme était fortement éloigné du point où se formait le ganglion et rien n'indiquait, aux dépens de ce tissu, une prolifération ni une émigration de cellules ; la tunique conjonctivo-musculaire étant formée, les cellules migratrices auraient dû la traverser.

Comme il ressort de l'étude précédente, la puissance de régénération, chez les Aplidiens et probablement chez toutes les ascidies est très grande ; la disposition anatomique des Aplidiens est très propre à l'étude de ces phénomènes, parce qu'elle permet d'atteindre tous les organes et de faire varier ainsi dans de larges limites, l'importance de la régénération à effectuer. Le grand développement de la tunique commune, par rapport à chaque individu et la cicatrisation rapide par cette tunique de la plaie faite sur l'ensemble de la colonie, est une circonstance très favorable, car elle permet à chaque individu un isolement rapide de l'extérieur. Cela ne serait pas aussi facile avec les ascidies simples ; néanmoins les expériences de LOËB et de MINGAZZINI sont de ce côté un encouragement à de nouveaux essais.

Quant aux processus histogénétiques, il est un point à noter tout d'abord.

Toute la régénération se fait par des divisions karyokinétiques. On trouve, il est vrai, peu de mitoses dans les premiers temps, mais cela tient à ce que la période de cicatrisation, comprend une faible multiplication cellulaire, et qu'elle se fait surtout avec les tissus existants par des modifications de forme. C'est ainsi que se transforme tout d'abord l'épithélium de l'épicarde ; les mitoses n'y deviennent fréquentes qu'ensuite. Quand les organes se reconstituent, on trouve un grand nombre de divisions karyokinétiques sur chaque coupe. Je n'ai du reste vu aucun aspect qui put faire conclure à une division amitotique (1).

II — PHÉNOMÈNES D'HISTOLYSE.

J'arrive maintenant à l'étude des phénomènes d'histolyse qui accompagnent les traumatismes.

Le premier cas qui se présente est celui d'individus dont la régénération ne s'effectue pas. Cela arrive surtout, et même peut-être exclusivement, pour des individus qui ont été atteints assez légèrement par la section. On trouve des ascidiozoïdes, sur lesquels on peut encore

(1) Pour les globules sanguins, j'ai vu des mitoses parfaitement caractérisées, contrairement à l'opinion de KNOLL (52).

reconnaître les dentelures du siphon buccal, dont la branchie est en histolyse complète : celle-ci consiste en une dissociation des éléments cellulaires. Sur ces individus, il s'est fait un étranglement au-dessous de l'anse digestive et le post-abdomen s'est séparé du reste de l'individu comme pour un bourgeonnement normal. Sur des cormus décapités depuis cinq à six jours, la séparation est effectuée et, dans le post-abdomen isolé, l'épicarde présente les modifications que nous avons vu être le début de la reconstitution d'un individu.

Sur les premiers matériaux dont j'ai disposé, ce cas avait été très fréquent et j'avais été amené (18) à considérer comme la règle que, quand les individus étaient coupés au-dessus du post-abdomen, celui-ci commençait par s'isoler, et que la partie renfermant le tube digestif ou la portion ancienne subsistante, subissait une histolyse. En recherchant des matériaux pour compléter l'étude de ces cas, j'ai reconnu au contraire qu'ils étaient exceptionnels ; tout en retrouvant des exemples, je n'ai pu saisir le déterminisme précis de ces non-régénérations.

Je n'ai malheureusement pas pu suivre la disparition complète de ces individus ; les premiers stades de leur régression, ne m'ont montré aucun phénomène de phagocytose. Si celle-ci se produit, ce ne doit être que très tardivement.

Une autre catégorie d'éléments subissant l'histolyse, est formée par les tissus qui restent en dehors de l'individu, après la cicatrisation de la surface de section. Considérons d'abord le cas où celle-ci a rencontré l'anse digestive ; avec les matières en digestion, sont expulsés, comme je l'ai dit plus haut, un grand nombre d'éléments cellulaires, provenant sans doute des bords mêmes de la plaie ; ces éléments se sont dissociés ; le noyau ne présente plus de structure ; c'est une simple tache colorée d'une façon intense et uniforme. Quand l'individu est cicatrisé, ces débris se retrouvent dans la tunique, à la partie supérieure du cormus ; à la périphérie des masses d'excréments, on rencontre encore des parties colorables, mais dont les affinités pour le carmin vont en décroissant ; ils ne forment bientôt qu'une zone périphérique légèrement teinte. Cela explique comment disparaissent toutes traces des individus subissant normalement l'histolyse ; ils ne sont plus représentés au bout de quelque temps que par les matières inassimilables qui étaient

restées dans le tube digestif, au moment de la régression. Les cellules de la tunique, au voisinage, présentent assez souvent des inclusions que l'on peut expliquer par une phagocytose : mais celle-ci ne serait intervenue qu'après la disparition des noyaux de sorte qu'on ne peut préciser la nature des débris inclus. C'est du reste ce que MAURICE (72) a signalé pour *Fragaroides aurantiacum*.

Dans le cas où l'individu a été sectionné au-dessous de l'intestin, il y a toujours, comme nous l'avons vu, un certain nombre d'éléments qui sont ainsi laissés au dehors par la cicatrisation. Quelquefois même un segment entier du post-abdomen est ainsi isolé sans présenter de régénération : le long des loges occupées par les individus dans la tunique, au-dessus de la région où ils se sont retirés, on rencontre ainsi des amas cellulaires plus ou moins considérables et qui sont, dans la plupart des cas, des débris d'organes génitaux. Ces cellules dégénèrent ; les noyaux subissent une chromatolyse et se réduisent à une tache de coloration uniforme. Ils peuvent ainsi rester longtemps libres dans la tunique ; celle-ci a assez rapidement rempli la cavité de la loge, dont le contour est encore marqué par une consistance plus grande de la cellulose et la disposition circulaire des cellules tunicaires ; dans la cellulose moins compacte, qui se détache en clair sur le fond de la coupe, on aperçoit des cellules amœboïdes ayant émigré en ces points et très probablement sécrété la cellulose nouvelle (1). On voit fréquemment, à l'intérieur des cellules amœboïdes, des noyaux histolysés englobés. Les aspects que représente la fig. 97 sont très fréquents. Je les interprète comme une phagocytose. Tels sont les phénomènes d'histolyse extérieurs à la portion des individus qui se régénère. A l'intérieur de celle-ci, on peut en observer également, qui portent principalement sur les glandes génitales.

Ce sont ces phénomènes d'histolyse qui avaient été signalés par GIARD et qui m'avaient amené à reprendre cette étude. Mais, si l'on se reporte aux circonstances dans lesquelles il a observé et à

(1) Cet aspect est identique à ce que l'on observe quand, pour le bourgeonnement, le post-abdomen s'isole des parties supérieures. Il reste, dans la tunique, un vide qui est comblé de même. J'en ai représenté un exemple (fig. 40). — La sécrétion de cellulose me paraît indiscutablement due aux cellules amœboïdes. — Cf, le cas où les cormus de *Polyclinum* sont recouverts par un *Leptoclinum* (p. 65).

sa description, il devient probable qu'il n'a eu sous les yeux que la formation des substances de réserves dans le post-abdomen, laquelle n'est qu'en relation indirecte avec l'histolyse des éléments génitaux.

L'histolyse atteint les éléments déjà différenciés ; les ovules très jeunes et les parties épithéliales subsistent. On voit en *cd*, sur la fig. 85, la régénération de l'extrémité du canal déférent. Les premières modifications que l'on constate, sont celles des ovules ; les enveloppes folliculaires qui, sur l'ovule normal, forment des assises régulières tout autour, pénètrent dans le corps ovulaire et ainsi sont isolés, les uns des autres, des fragments de vitellus (fig. 95). La vésicule germinative ne paraît pas subir de modifications immédiates ; on voit le nucléole persister ; le réseau chromatique est cependant moins net. Du reste nous avons vu, et notamment dans le cas de la régression des individus de *Distaplia rosea*, que, lorsque les débris de l'ovule étaient épars dans la tunique commune, les vésicules germinatives isolées étaient parfaitement reconnaissables. Quant aux cellules qui, dans le cas présent, se trouvent dans l'ovule lui-même, il n'y a aucun doute que ce ne soient des cellules folliculaires : la paroi de l'ovule n'est pas rompue, et, sur les divers cas que j'ai observés, je n'ai rien vu qui dût faire admettre, à ce moment au moins, une pénétration de cellules mésenchymateuses. Il n'en est d'ailleurs pas de même à des stades plus avancés de la régression. La fig. 96 représente une partie des débris d'un ovule assez avancé dans son développement ; il provient d'un individu fixé après une période de régénération de neuf jours. Sur les coupes, on distingue encore les contours de l'ovule des régions voisines ; mais ils ne sont plus qu'indiqués et ne forment pas une enveloppe continue. Autour de l'ovule, sont de très nombreuses cellules mésenchymateuses, dont les noyaux, à réseau chromatique très net, sont plus fortement colorés que ceux des tissus environnants. Dans l'intérieur de l'ovule, on distingue : 1° des noyaux en dégénérescence ; leur forme est irrégulière ; sur quelques-uns, on retrouve encore les traces d'un réseau chromatique ; les autres ne forment plus qu'une tache colorée. Ils proviennent évidemment de l'enveloppe de l'ovule, et, tout ce que l'on peut se demander, est de savoir si ces enveloppes sont ainsi histolysées tout entières, ou seulement d'une façon partielle. Il m'est impossible de répondre avec précision. Je rappelle toute-

fois que dans l'histolyse des ovules au moment du bourgeonnement, j'ai trouvé également cette histolyse et qu'elle semblait s'étendre à tout le follicule (v. fig. 3) ; 2° des noyaux qui sont identiques à ceux des cellules mésenchymateuses, que l'on voit au pourtour de l'ovule ; 3° des débris de vitellus en sphérules séparées les unes des autres, et, entre lesquelles se trouvent les noyaux dont je viens de parler. Je n'ai pas vu d'inclusion proprement dite de ce vitellus dans les cellules. Néanmoins, la présence, au milieu du vitellus, de ces noyaux identiques à ceux des cellules mésenchymateuses et appartenant probablement à des éléments immigrés, indique une phagocytose au moins indirecte. Les restes du vitellus sont englobés, comme dans un réseau cellulaire où ils sont peu à peu liquéfiés.

Le fait qui me semble certain, en tout cas, à ce stade avancé, est la présence dans le vitellus de cellules étrangères aux enveloppes de l'ovule. — La vésicule germinative était encore reconnaissable (fig. 96, v g).

Les phénomènes que présente le testicule (v fig. 92, 93) rappellent étroitement ceux que j'ai décrits au chapitre de l'histolyse (p. 74) ; je les ai observés sur un grand nombre d'individus, provenant d'expériences faites, soit à la plage, soit dans des aquariums au laboratoire. Cette dégénérescence ne se manifeste pas immédiatement ; c'est seulement après quatre ou cinq jours qu'elle commence ; du reste, dans le cas où elle est amenée par le bourgeonnement d'un post-abdomen, elle est aussi assez tardive et l'on trouve beaucoup d'exemples où le post-abdomen est complètement séparé et où les ampoules testiculaires sont encore intactes.

L'altération commence par la périphérie des ampoules ; au centre, il persiste, pendant plusieurs jours encore, des cellules intactes. Je n'ai étudié cette dégénérescence que sur des matériaux fixés à l'acide acétique cristallisable ; mais, comme les apparences ainsi obtenues étaient de tout point identiques à celles que nous avons vues plus haut (p. 74), je pense qu'on peut les assimiler complètement, en ce qui regarde même la formation de la graisse. La modification des noyaux peut s'appeler encore ici une chromatolyse ; ils apparaissent comme des taches uniformes très fortement colorées par tous les réactifs (carmins, hémateine, etc.) ; à de forts grossissements (immersion Zeiss 2^{mm}), on reconnaît toute une série de

transitions entre le réseau chromatique normal et le noyau histolysé. La cellule spermatique ne possédait qu'un protoplasma extrêmement réduit. On voit maintenant, autour du noyau, une zone d'autant plus étendue que la régression est plus avancée, se colorant fortement aussi et d'une manière uniforme; avec un bon éclairage on la distingue cependant du noyau, qui garde très longtemps sa forme sphérique. Pendant toute cette régression, on ne voit pas de phagocytose: il ne pénètre aucune cellule, à l'intérieur des ampoules spermatiques. Quant à la résorption des masses ainsi formées, je ne puis apporter que peu de renseignements sur elle. J'avais espéré l'étudier sur des cormus dont l'amputation remontait à un mois, mais elle était déjà achevée. J'ai cependant, sur quelques individus, trouvé des amas en histolyse semblables à ceux que j'avais observés dans les premiers stades (jusqu'à 10 jours de régénération); on distinguait encore des masses d'une coloration uniforme et intense, mais beaucoup plus rares; elles étaient au milieu d'un tissu à larges mailles, qui représentait le reste d'une ampoule; si l'on se reporte à ce que nous avons vu, pour l'histolyse normale des éléments spermatiques, on peut en conclure que les matériaux histolysés avaient été transformés en graisse et déjà résorbés pour la plus grande part. Concurremment à cette dégénérescence des organes génitaux, on observe leur régénération. Les parties épithéliales ne régressent pas; dans les ampoules assez jeunes, le pédoncule persiste. La fig. 91 représente à un faible grossissement la coupe d'un post-abdomen d'un individu encore jeune, dont l'amputation date de huit jours; les deux grosses ampoules ont dégénéré; on voit en *cd* la coupe du canal déférent qui est représenté à un grossissement plus fort dans la fig. 94. Les noyaux y sont en parfait état; on en trouve qui se sont différenciés en ovules primordiaux, d'autres sont en karyokinèse.

Dans les cormus recueillis un mois après l'amputation (juin-juillet), la reconstitution des glandes génitales était très avancée; un grand nombre d'individus présentait des larves en incubation.

La nouvelle glande génitale, d'après cela provient directement de l'ancienne; il y a là une analogie avec la continuité des organes génitaux entre les générations successives de bourgeons.

La rapidité de la reconstitution des cormus de *Circinalium* pendant l'été, mérite d'être notée. J'avais eu soin de repérer, avec

beaucoup de précision, les cormus amputés que je devais reprendre un mois plus tard ; il m'eut été, sans cette précaution, impossible de les distinguer à la plage, et, à un examen minutieux, leur seule particularité était que, dans un assez grand nombre d'individus, les organes génitaux n'étaient pas complètement mûrs ; mais dans beaucoup d'autres il y avait déjà des larves en incubation. Il y a lieu d'opposer cette rapidité à la lenteur avec laquelle les phénomènes de résorption et de reconstitution se passent, quand ils surviennent à la fin d'une période de chaleur ; c'est cette différence qui en somme constitue le phénomène de l'hivernage. Dans les autres groupes d'animaux, la résorption des produits génitaux non expulsés à la fin de la période de ponte est d'ailleurs aussi fort longue. BARFURTH (3) a constaté, sur des truites n'ayant pas pondu, que les ovules subissaient une dégénérescence grasseuse et que la reconstitution de la glande génitale exigeait un an.

CHAPITRE III.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LES RAPPORTS MORPHOLOGIQUES DU DÉVELOPPEMENT PAR ŒUFS ET PAR BOURGEONS.

J'ai dit comment j'avais été conduit à étudier les diverses questions qui sont traitées dans la dernière partie de ce travail ; suivant les phénomènes morphologiques de la régénération dans *Circinalium*, je devais naturellement les comparer à ceux du développement embryonnaire et de la blastogénèse ; mais les uns et les autres, sur lesquels beaucoup de faits étaient acquis, présentaient encore des points contestés. J'ai repris l'étude de ceux qui avaient une portée générale, et non pas seulement la valeur de détails anatomiques.

Les divergences constatées entre le développement embryonnaire et la blastogénèse revenaient en effet, comme nous l'avons dit, à savoir : 1^e si, oui ou non, les mêmes organes provenaient d'ébauches se rattachant à des feuilletts différents, dans un cas et dans l'autre ; 2^e si même les bourgeons dans les diverses familles avaient les mêmes rapports avec les feuilletts embryonnaires. Or, nous avons vu la réponse à ces deux questions.

Sur la dernière, le bourgeon des *Botryllidæ*, ainsi que l'a dit HJORT (47), doit être considéré tout entier comme d'origine ectodermique ; tandis que, dans les autres groupes, la vésicule interne des bourgeons, qui d'ailleurs donne à peu près tous les organes, est endodermique. Sur la première, le système nerveux et la cavité péribranchiale sont ectodermiques chez la larve, endodermiques dans le bourgeon, sauf chez *Botryllidæ* où ils proviennent dans les deux cas de l'ectoderme ; mais il faut considérer pour ces derniers que la branchie et le tube digestif sont endodermiques chez la larve et au contraire ectodermiques chez le bourgeon. De sorte que, dans ces divers cas, des organes, qu'on ne peut se refuser à considérer comme homologues, n'ont pas des origines identiques. La

théorie des feuillets ayant servi de fondement à la morphologie générale depuis vingt ans, ces contradictions n'auraient pu manquer de frapper ; or la synthèse des faits révélés par l'embryogénie dans les divers groupes doit être regardée comme une justification éclatante de cette théorie ; les exceptions que nous trouvons ici ont donc été souvent considérées comme résultant d'erreurs d'observation et l'ingéniosité des auteurs s'est exercée à les faire disparaître. On peut croire que, sans la conception directrice des feuillets, les points sur lesquels portent les pages précédentes auraient été depuis plusieurs années acquis. Et au contraire, pendant même l'exécution de ce travail, des publications sur ces questions ont maintenu les contradictions existantes. En ce qui regarde l'origine de la cavité péribranchiale et du système nerveux, je considère comme un *fait*, que les origines de ces organes ne se rapportent pas au même feuillet dans la larve et le bourgeon ; que dans la régénération, les processus sont identiques à ceux de la blastogénèse ; par conséquent la théorie des feuillets, considérés comme ayant une spécificité absolue, est ici en contradiction formelle avec l'observation.

Quelle est donc la portée de cette contradiction ? Entraîne-t-elle une atteinte véritable à la théorie des feuillets ?

Cette théorie est sortie de l'étude du développement embryonnaire. Fondées sur un certain nombre d'exemples, les notions d'ectoderme, d'endoderme, de mésoderme ont été largement explicatives pour les recherches ultérieures, elles expriment des relations d'une constance remarquable entre les faits. Mais il ne faut pas oublier que l'extension de ces notions ne peut avoir d'autre mesure que les faits eux-mêmes. La délimiter par des considérations *à priori* est purement subjectif. Or, c'est ce qui a eu lieu. C'est au nom de la spécificité absolue des feuillets, que l'on a vu des contradictions entre le développement de la larve et celui du bourgeon dans le cas qui nous occupe ; mais, pour donner à l'ectoderme, à l'endoderme, au mésoderme la valeur d'entités fixes, il faut faire appel à des considérations *à priori*, non vérifiables par l'expérience (1).

(1) C'est le cas du plus brillant et du plus complet de ces systèmes, la théorie du Keimplasma de WEISMANN, mesurée ce me semble, en tant qu'instrument scientifique, par cette phrase d'HUXLEY que O. HERTWIG a prise pour épigraphe de son essai : « Präformation oder Epigenese ? » : La science se suicide, dès qu'elle s'embarrasse d'un dogme ».

L'ectoderme, le mésoderme et l'endoderme et leur spécificité ne peuvent être définis que par les faits ; or, ils ont été établis par la considération du développement embryonnaire et rien n'indique formellement, que leur valeur absolue ait une extension plus grande.

En particulier, les phénomènes de blastogénèse me paraissent, avec la plupart des auteurs, être entièrement indépendants de la morphologie embryonnaire. Ils ne sont pas une conséquence forcée de celle-ci ; dans leur ensemble, ils constituent par rapport à elle une *épigénèse* ; leur déterminisme particulier résulte uniquement des circonstances dans lesquelles ils ont apparu, non de celles dans lesquelles s'est constituée la morphologie des métazoaires. L'ontogénie était, lors de leur début, depuis longtemps la répétition d'une phylogénie déjà ancienne, et c'est aux dépens de tissus et d'organes dont la différenciation semblait définitive, qu'ils ont pris naissance et évolué.

Les feuilletts *embryonnaires* ne doivent donc pas nécessairement être la base de cette *embryogénie nouvelle*. Et de plus, les divergences qui peuvent exister entre la blastogénèse et le développement de l'embryon ne sont pas nécessairement les mêmes dans les divers cas.

Il va de soi, en effet, que le bourgeonnement a apparu dans les divers groupes de façons indépendantes ; dans un même groupe, tel que les ascidies composées, il n'y a pas lieu d'attribuer à la blastogénèse une origine monophylétique. Elle a donc, dans chaque cas, été déterminée par des conditions spéciales et a pu revêtir ainsi des formes différentes.

La raison des divergences existantes serait d'ailleurs beaucoup plus facile à découvrir, si l'on connaissait l'origine du bourgeonnement et de nombreux auteurs ont émis sur ce point des hypothèses. BALFOUR (2) et ULJANIN (113) ont exprimé l'opinion que la blastogénèse avait dû être, au début, une division précoce de l'embryon, qui graduellement aurait été reportée à des stades plus avancés de l'évolution individuelle. Rien, dans la morphologie, ne me paraît donner appui à cette manière de voir ; le cas de *Lumbricus trapezoides* où chaque œuf donne normalement deux embryons, les divers cas signalés chez les Méduses (*Aurelia*, *Cotylorhiza*, etc...) et les embryons doubles accidentels chez d'autres espèces me paraissent relever d'une série

distincte de phénomènes, sur laquelle les récents travaux de tératologie ont jeté quelque lumière. Ils me paraissent bien plus comparables aux divisions de l'œuf en segmentation, telles que les frères HERTWIG, DRIESCH, FIEDLER, ED. WILSON et d'autres, les ont obtenues expérimentalement, sur des animaux appartenant à différents groupes. Les cas qu'on serait tenté d'en rapprocher chez les Tuniciers n'ont aucunement un caractère primitif. Le bourgeonnement précoce du cyathozoïde du pyrosome porte la marque d'un processus secondaire, mise en évidence par la structure rudimentaire et la régression précoce du cyathozoïde lui-même. La larve des *Diplosomidae* n'a pas non plus une signification primitive, comme j'espère le montrer ailleurs ; c'est secondairement que la formation du premier bourgeon a été reportée dans la période du développement embryonnaire de l'oozoïde. En tout cas, je n'accepte pas l'interprétation de SALENSKY (97) qui explique cette larve double par une *division* de l'oozoïde. Elle renferme nettement un oozoïde pourvu d'organes des sens et un ascidiozoïde qui est un bourgeon, non un individu équivalent. La dissymétrie et l'absence d'organes larvaires chez le dernier suffiraient à l'établir.

Je crois au contraire que la blastogénèse a été une acquisition d'organismes adultes dans le cas des Tuniciers et probablement dans beaucoup d'autres groupes (1). SALENSKY (97) qui a exprimé cette opinion, donne en sa faveur un argument peu convaincant. Il l'appuie sur ce que, chez les ascidies sociales, le bourgeonnement n'est jamais embryonnaire et qu'elles représentent un groupe plus ancien que les synascidies. Cette dernière affirmation, me paraît très discutable : car elle suppose un groupe des ascidies sociales et un groupe des ascidies composées. Or, tout porte à supprimer le premier, formé d'éléments hétérogènes et à séparer le second en des ensembles indépendants.

Il me semble résulter assez nettement de l'examen même des formes animales présentant la blastogénèse que la vie fixée a été une des causes déterminantes de ce mode de multiplication ; et, en particulier, j'admettrai volontiers qu'il en est ainsi chez les Tuniciers ;

(1) S. F. HARMER (40), a décrit, chez les Bryozoaires du genre *Crisia*, une division répétée de l'embryon, conduisant ainsi aux dépens d'un œuf, à la formation d'un grand nombre de larves libres. Il regarde également ce processus comme dérivé ; et la blastogénèse sur l'adulte lui paraît, chez les Bryozoaires, un phénomène plus primitif.

d'autre part, le bourgeonnement me paraît toujours aller de pair avec une grande facilité de régénération ; la régénération étant du reste un phénomène beaucoup plus général, beaucoup plus ancien, je serai très porté à croire que le bourgeonnement a pour origine des phénomènes de régénération devenus plus faciles dans les conditions éthologiques de la vie fixée.

Les conséquences que celle-ci entraîne (atrophie des organes sensoriels, etc. . .), conduisent à un affaiblissement de l'individualité physiologique ⁽¹⁾, à une moindre solidarité entre les diverses parties de l'organisme, par suite à la possibilité pour l'être de survivre à la perte d'un organe ailleurs essentiel et de le reformer en vertu de la tendance générale et primitive à la régénération ⁽²⁾, par suite aussi à l'introduction plus facile d'organes supplémentaires, doublant une portion de l'organisme et pouvant être la source d'un bourgeonnement.

Je me figure (car je ne prétends pas, sur une question aussi hypothétique, à une certitude objective) le bourgeonnement que nous connaissons aujourd'hui, comme dérivant de phénomènes voisins de ce que nous observons chez *Phoronis*. Comme on le sait depuis P. J. VAN BENEDEN, le lophophore, le ganglion nerveux, et les deux extrémités du tube digestif de cet animal, sont fréquemment amputés puis régénérés ; peut-être même [CORI (21) donne la chose pour vraisemblable, et il serait intéressant de la vérifier], la partie amputée complète-t-elle un individu. La chute du calice de *Pedicellina*, suivie de la régénération d'un individu par la partie du pédoncule sous-jacente me paraît aussi avoir une signification très archaïque ; il en est de même de la reconstitution du polypide dans les loges de Bryozoaires ectoproctés ; or, tous ces phénomènes sont régis par des processus identiques à ceux de la blastogénèse,

(1) C'est aussi dans un affaiblissement de l'individualité physiologique, résultant de la multiplication de parties semblables, que l'on peut voir l'une des causes des phénomènes, (distincts de ceux que nous étudions) auxquels, chez les Annélides, on a donné le nom de bourgeonnement.

(2) Les cas de division embryonnaire normale (*Lumbrius trapezoides*, etc. . .) accidentelle ou expérimentale seraient aussi une manifestation de cette possibilité de régénération mais formant une série indépendante de celle qui conduit à la blastogénèse dans les Tuniciers, les Bryozoaires, etc.

dans les groupes correspondants. C'est, je crois, par des cas analogues, qu'a apparue la blastogénèse, et non par une division de l'embryon aux premiers stades de son évolution.

Or, dans la plupart des groupes où la blastogénèse a été étudiée avec précision, on s'est heurté à des désaccords avec la théorie des feuillettes telle qu'elle résultait de la considération du développement embryonnaire. Pour la Pédicelline, pour les Bryozoaires ectoproctes (bourgeons, statoblastes) l'ectoderme donne, dans la blastogénèse, des organes essentiellement endodermiques tels que l'anse digestive (1).

C'est donc un fait que les feuillettes embryonnaires ne gardent pas leur spécificité dans la formation des individus par bourgeonnement. De l'existence même de celui-ci, il faut conclure qu'une partie de l'organisme, provenant de l'ectoderme dans le cas des Bryozoaires, par exemple, acquiert de nouveau la possibilité de donner naissance à des organes normalement endodermiques. On ne peut donc parler de spécificité absolue des feuillettes au moment où le bourgeonnement se produit.

En réalité, la notion des feuillettes embryonnaires ne peut être appliquée à la blastogénèse. Celle-ci est un phénomène de seconde venue dans l'organisme, modifiant les rapports des éléments cellulaires et leur mode d'évolution. Ce dernier n'est pas préformé mais épigénétique, suivant la formule d'O. HERTWIG (46).

C'est de cette façon qu'il faut interpréter les différences entre le bourgeonnement et le développement larvaire des Tuniciers. Elles sont parallèles à celles que l'on constate chez les Bryozoaires, sans qu'il y ait naturellement de rapport phylogénétique entre les deux cas. Ce sont des quantités du même ordre de grandeur. Chez les derniers, c'est l'ectoderme qui est devenu le tissu régénérateur;

(1) Depuis que j'ai rédigé ces lignes, j'ai eu connaissance du tout récent travail de CHUN (20) *Atlantis* (*Bibliotheca Zoologica, herausg. von LEUCKART und CHUN, H. 19, 1895*); cet auteur signale chez certaines méduses bourgeonnantes du groupe des Margélides (*Rathkea octopunctata*), l'origine entièrement ectodermique des bourgeons; il arrive à cette conclusion : « den Keimblättern sind weder histologische noch organogenetische » Prädispositionen eigen » (p. 49), voisine des considérations que je développe ici. — Je ne tiens pas compte du bourgeonnement ectodermique de *Hydra* décrit par LANG (64) et dont BRAEM (13) et SEELIGER (108) me paraissent avoir justement contesté la réalité.

chez les premiers, c'est, en général (les *Botryllidae* font exception), une dépendance de l'endoderme, l'épicarde ; et ce sont ces tissus spéciaux qui reconstituent *tous* les organes.

Il conviendrait de dire que la notion de spécificité des feuilletts n'a plus de sens au début de toute série formatrice, l'œuf n'est pas un élément mésodermique ; de même les tissus qui composent le bourgeon ne sont pas ectoderme ou endoderme ; pour expliquer leur évolution, il n'y a pas à songer à l'éternité de tels ou tels plasmas caractéristiques d'organes déterminés. La puissance d'évolution d'un élément ou d'un tissu est fonction du temps et du milieu, c'est un phénomène essentiellement *épigénétique*. Le bourgeonnement est une manifestation de cette propriété ; cette possibilité de différenciation est réacquise par telle ou telle catégorie d'éléments, mais suivant un rythme nouveau, de telle sorte que la nouvelle évolution ne peut rentrer dans le même moule que l'ancienne ; elle présente avec celle-ci, non une identité mais une ressemblance générale, due surtout à ce que le terme est le même dans les deux cas.



Les divers types de la blastogénèse chez les Tuniciers, qui par leurs écarts par rapport à la théorie des feuilletts, nous ont conduits aux considérations précédentes, me paraissent avoir conservé, dans quelques formes spéciales, la marque de phénomènes de régénération, d'où se serait dégagé leur aspect actuel et dans leur variété, la trace d'origines phylogéniques multiples.

Le mode de bourgeonnement des Diplosomiens est encore très voisin d'une régénération. Nous y trouvons, à l'état normal, la reconstitution de parties d'individus et très souvent simple soudure avec les parties complémentaires de ceux sur lesquels elles ont pris naissance. La production d'un bourgeon thoracique n'est fréquemment que l'occasion d'un rajeunissement de l'ascidiozoïde proliférateur, par renouvellement de sa branchie. Cette régénération s'opère aux dépens d'un tissu spécial, l'épicarde. Le bourgeon abdominal est la conséquence de la production antérieure d'un bourgeon thoracique. C'est un phénomène complémentaire.

Ce type de bourgeonnement est très homogène dans le groupe des *Didemniadæ* et ses variations portent plutôt sur la rapidité plus ou moins grande de la blastogénèse. Dans le genre *Diplosoma*, par un phénomène de condensation embryogénique, la formation des premiers bourgeons est reportée au début du développement larvaire.

La blastogénèse des Aplidiens me paraît pouvoir être facilement rattachée à la précédente; et la forme des phénomènes de régénération que nous avons étudiés, me semble accentuer ce rapprochement. Dans les bourgeons des divers Aplidiens, le début de la production des organes est marqué par une division de l'épicarde en deux tubes, sorte de retour à ce qui existe d'une façon permanente, chez les Didemniens. Comme chez ces derniers, c'est sur leur face ventrale que les deux tubes ainsi formés prolifèrent et leur soudure dans leur partie supérieure, la permanence d'un double pédoncule épicaudique au dessous de la chambre branchiale, l'évolution ultérieure de celle-ci et de ses annexes, rappellent très étroitement ce qui existe chez *Didemnum* ou *Diplosoma*. Les différences consistent seulement dans la formation du tube digestif et sont en rapport peut-être avec l'existence du post-abdomen. Or celui-ci paraît être une formation tardive dans la phylogénie et l'ontogénie chez les Aplidiens. Chez leur têtard, l'épicarde occupe, par rapport au tube digestif, une situation rappelant beaucoup plus étroitement la disposition des *Diplosomidæ* et des formes sans post-abdomen. Si un bourgeon se produisait à ce moment, il aurait tous les rapports d'un bourgeon thoracique de *Didemnum*.

Dans la régénération de *Circinalium* coupés à hauteur de l'anse digestive, la reconstitution d'un individu est encore plus analogue au bourgeonnement d'un Diplosomien. L'épicarde reconstitue un thorax et l'œsophage comme chez ces derniers; le tube digestif ancien persiste et produit le rectum; de sorte que le thorax s'est complété comme dans le cas d'un Diplosomien.

Il n'y a donc pas de difficulté pour rattacher, l'un à l'autre, les deux types de blastogénèse si différents en apparence, que présentent les Didemniens et les Aplidiens. On peut les considérer comme dérivant l'un de l'autre, ou tout au moins comme dérivant tous deux d'une forme commune. La blastogénèse des Aplidiens est d'ailleurs un type autour duquel se groupent les divers bourgeonnements stoloniaux que l'on rencontre chez les Distomiens, la Clave-

line, le Pérophore, et les Tuniciers pélagiques (Pyrosomes, Salpes, Doliolum, etc.). Les divergences entre tous ces cas sont secondaires et probablement postérieures à l'individualisation des diverses formes. En dernière analyse, la blastogénèse consiste dans la prolifération d'un organe particulier, l'épicarde dont le plan de symétrie est celui de l'individu progéniteur.

La blastogénèse des Botrylliens me semble au contraire très différente. C'est le groupe qu'on a pu le plus nettement rattacher à un groupe déterminé d'ascidies simples, celui qui, dans l'ensemble polyphylétique des ascidies composées, a la position la plus indépendante. Les rapports des Botrylles avec les *Cynthiadae*, marqués par leur branchie, par leurs organes génitaux pairs, par la forme de leur tétard, et signalés déjà par GIARD (34), sont devenus plus étroits encore, depuis que RITTER (92) a tout récemment signalé chez les *Polystyelidae* (*Goodsiria*), l'existence d'une blastogénèse palléale, identique à celle des Botrylles.

En laissant de côté maintenant la différence entre les *Botryllidae* et les autres Ascidies, en ce qui regarde les feuillettes auxquels il faut rapporter les ébauches des bourgeons, puisque nous avons écarté ces considérations, la position du bourgeon par rapport au parent me paraît indiquer des origines nettement distinctes de la blastogénèse dans les deux cas. Celle-ci s'est établie chez les *Botryllidae* pour les mêmes raisons biologiques que chez les autres ascidies composées, mais d'une façon indépendante et sous une forme différente; peut-être ces différences résultent-elles simplement de dispositions anatomiques particulières. PIZON (87) a émis sur ce point une hypothèse précise qui est plausible. Le tube digestif, en se recourbant deux fois, se coiffe des tubes épocardiques comme d'un mesentère, et ces rapports se seraient opposés à une blastogénèse épocardique. Je ne crois pas, quant à moi, qu'un bourgeonnement épocardique ait jamais existé chez les Botrylliens et que le bourgeonnement palléal en soit une modification. On n'a pas fait assez remarquer que dans la blastogénèse palléale des Botrylles, les bourgeons se développent aux dépens d'une portion de l'organisme progéniteur, sans relation avec le plan de symétrie de celui-ci, tandis qu'ailleurs l'ébauche des bourgeons a toujours la même symétrie que le parent.

Or, les circonstances ayant ainsi produit une zone de prolifération et un tissu proliférateur différents des autres cas, la même série de

phénomènes morphologiques, conduisant à la reconstitution d'un individu, a été réalisée aux dépens d'ébauches non comparables. Cet exemple montre bien que ce n'est pas la signification du tissu proliférateur dans l'organisme maternel qui doit déterminer nos homologations dans les organes du bourgeon.

*
* *

Il ne faut donc voir, dans chaque exemple de blastogénèse à l'intérieur d'un groupe, que l'existence d'un tissu proliférateur ayant réacquis la plasticité embryonnaire et devant, quelle que soit son origine, régénérer des organes homologues. Les homologues sont fixées avant tout; ensuite seulement nous pouvons demander si elles coïncident avec une similitude d'origine des organes. La cavité péri-branchiale d'un bourgeon et d'une larve d'ascidie composée, d'un blastozoïde de Botrylle ou de Didemnie sont homologues tout en ne procédant pas du même feuillet.

La théorie des feuillets doit rester dans l'état actuel de nos connaissances, la base de la morphologie dans le développement de l'œuf, non dans la blastogénèse. Là, l'homologie résulte simplement des connexions des organes adultes.

Il existe d'ailleurs, entre la blastogénèse et le développement embryonnaire un autre caractère différentiel; la première n'est au fond qu'une reconstitution *partielle* d'un individu; elle est restée une sorte de *régénération*. On a dépensé souvent beaucoup d'ingéniosité pour décider si, dans le cas des divers Tuniciers par exemple, les organes du bourgeon sont tous sortis d'ébauches nouvelles ou s'ils ne sont qu'un prolongement de ceux du parent. HEIDER (41) par exemple (p. 1412) conclut « dass in der Knospe, » keines der wichtigeren Organe neu angelegt wird, sondern dass, » alle wichtigeren Organanlagen, aus dem Mutterthier in den » Stolo und in die Knospen übergehen, während wirkliche » Neubildung von Organanlagen nur in Embryo stattfindet ». Je ne vois pas dans la blastogénèse des Tuniciers une semblable unité. C'est dans les divers cas un phénomène complémentaire; il complète un individu dont un plus ou moins grand nombre d'organes préexistaient.

C'est ainsi que dans les bourgeons des Tuniciers, l'ectoderme est en général tout formé ; il en est de même des organes génitaux, qui dans beaucoup de cas, ne sont sur le bourgeon que le prolongement de ceux du parent (Botrylles, Aplidiens, Salpes, Pyrosomes, etc.) ; parfois cette reconstitution ne s'étend qu'aux organes formant le thorax d'un individu (Didemniens). Mais dans ces divers cas les autres organes procèdent d'ébauches nouvelles.

Dans les autres groupes, les phénomènes plus ou moins comparables entre eux, groupés sous le nom de bourgeonnement, ont ce même caractère partiel d'une régénération ; c'est ce caractère qui doit préserver de comparaisons trop rigoureuses avec le développement par œuf qui est un phénomène total ; le bourgeon porte au plus haut point, l'empreinte d'une *épigénèse*, c'est-à-dire d'une évolution dépendant avant tout des conditions environnantes. Sa morphologie doit être fondée sur cette considération et ne peut ni fortifier ni affaiblir la théorie des feuillet.

Paris, le 1^{er} Mai 1895. ⁷⁷

INDEX DES OUVRAGES CITÉS.

1. D'ANNA. — Sulla spermatolisi nei Vertebrati. — *Ric. fatt. nel. Lab. d'Anat. Roma.* T. 3. 1893.
2. BALFOUR. — *Traité d'Embryologie.* 1881.
3. BARFURTH. — Biologische Untersuchungen über die Bachforelle. — *Arch. für mikr. Anat.* T. 27. 1886.
4. BARFURTH. — Regeneration. — *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte.* T. 1-3. 1891-1893.
5. BATAILLON. — Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des Batraciens anoures. — *Annales de l'Université de Lyon.* T. 2. 1891.

6. BEDDARD. — Observations on the ovarian ovum in *Lepidosiren*. — *Proc. Zool. Soc. London*. 1886.
7. BEDDARD. — Observations on the development and structure of the ovum in the *Dipnoï*. — *ibid.*
8. ED. VAN BENEDEN. — Contributions à la connaissance de l'ovaire des mammifères. — *Arch. de Biologie*. T. 1. 1880.
9. ED. VAN BENEDEN ET JULIN. — Le système nerveux des ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles. — *Ibid.* T. 5. 1884.
10. ED. VAN BENEDEN ET JULIN. — Recherches sur la morphologie des Tuniciers. — *Ibid.* T. 6. 1885.
11. BONNET. — Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer etc., — *Arch. für Anat. und Entwicklungsgeschichte*. 1884.
12. BRAEM. — Untersuchungen über die Bryozoen des süßen Wassers. — *Bibl. Zool.* H. 6. 1890.
13. BRAEM. — Ueber die Knospung der mehrschichtigen Thiere, insbesondere der Hydroïden. — *Biol. Centralbl.* T. 13. 1894.
14. BRAEM. — Zur Entwicklungsgeschichte von *Ophryotrocha puerilis*. — *Zeitsch. für wiss. Zool.* T. 57. 1894.
15. VON BRUNN. — Die Rückbildung nicht ausgestossener Eiertockseier der Vögel. — *Festgabe für J. Henle*. 1882.
16. CANU. — Les Copépodes marins du Boulonnais. 1892.
17. CAULLERY. — Sur les ascidies composées du genre *Distaplia*. *C. R. Ac. des Sciences*. T. 118.
18. CAULLERY. — Sur la dégénérescence des produits génitaux chez les *Polyclinidæ*. — *Ibid.* T. 118.
19. CAULLERY. — Sur le bourgeonnement des *Diplosomidæ* et des *Didemnidæ*. — *Ibid.* T. 119.
20. CHUN. — Atlantis. — *Bibl. Zool.* H. 19. 1895.
21. CORI. — Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Gattung *Phoronis*. — *Zeitsch. für. wiss. Zoologie*. T. 51. 1891.

22. DAVENPORT. — Studies in Morphogenesis. — II. Regeneration in *Obelia* etc.. — *Anat. Anz.* T. 9. 1894.
23. DAVIDOFF. — Untersuchungen zur Entwick. der *Distaplia magnilarva*, einer zusammengesetzten Ascidie, I. II — *Mitth. a. d. zool. Stat. Neapel.* T. 9. 1889, 1891.
24. DAVIDOFF. — Ueber den Canalis neurentericus anterior bei den Ascidien. — *Anat. Anz.* T. 8. 1893.
25. DELAGE. — Embryogénie des Éponges. — *Arch. de Zool. Expér.* (2). T. 10. 1892.
26. DELLA VALLE. — Nuove contribuz. alla storia natur. delle Asc. composte del golfo di Napoli. — *Atti. Accad. Lincei.* (3), Memorie, T. 10. 1881.
27. DELLA VALLE. — Sul ringiovanimento delle colonie di *Diazona violacea*. — *Rendic. d. Acc. delle sc. fis. e. mat. Napoli.* T. 23. 1884.
28. VON DRASCHE. — Die Synascidien der Bucht von Rovigno. 1883.
29. FAUSSEK. — Ueber den Parasitismus der Anodonta-Larven in der Fischhaut. — *Biolog. Centralblatt.* T. 14. 1895.
30. FLEMMING. — Ueber die Bildung von Richtungsfiguren in Säugthiereiern beim Untergang Graaf'scher Follikel. — *Arch. für Anat. und Entw.* 1885.
31. FLEMMING. — Zelle. — *Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgeschichte.* T. 3. 1894.
32. GANIN. — Neue Thatsachen aus d. Entwicklungsgesch. der Ascidien. — *Zeitsch. f. wiss. Zool.* T. 20. 1870.
33. GEGENBAUR. — Ueber *Didemnum gelatinosum*. — *Arch. f. Anat. und Phys.* 1862.
34. GIARD. — Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies. — *Arch. Zool. Exp.* T. 1. 1872.
35. GIARD. — Contributions à l'histoire naturelle des Synascidies. — *Arch. Zool. Exp.* T. 2, 1873.
36. GIARD. — Sur une fonction nouvelle des glandes génitales des Oursins. — *C. R.* T. 85. 1877.
37. GIARD. — Sur deux Synascidies nouvelles pour les côtes de France. — *C. R.* T. 103. 1886.

38. GIARD. — Le laboratoire de Wimereux en 1890. — *Bull. Sc. France et Belg.* T. 22. 1890.
39. GIARD. — Articles : *Aplidium*, *Astellium*, *Botrylloïdes*, in *Grande Encyclopédie*. — Paris.
40. S. F. HARMER. — On the occurrence of embryonic fission in cyclostomatous Polyzoa. — *Quart. Journ. of micr. Science*, N. S., T. 34. 1893.
41. HEIDER. — Tunicata in : KORSCHULT ET HEIDER. — *Lehrb. d. Entw. d. wirbellosen Thiere* 1893.
- 41 bis. HEIDER. — Zur Embryologie van *Salpa fusiformis*. — *Abh. der Senkenberg. Gesellsch.* T. 18. 1895.
42. HENNEGUY. — Rech. sur l'atrésie des follicules de Graaf etc. — *Jour. de l'Anat. et de la Physiol.* T. 30. 1894.
43. HERDMAN. — Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. CHALLENGER. Zool. T. 14. P. 38. Tunicata. 1886.
44. HERMANN. — Beiträge zur Histiologie des Hodens. — *Arch. f. mikr Anat.* T. 34. 1889.
45. O. HERTWIG. — Beitr. zur Kenntniss d. Bildung, Befruchtung, und Theilung des thierischen Eies. — *Morph Jahrb.* T. 3. 1877.
46. O. HERTWIG. — Zeit-und Streitfragen der Biologie. — H. 1. Präformation oder Epigenese? 1894.
47. HJORT. — Ueber den Entwicklungscyclus der zusammenges. Ascidien — *Mitth. a. d. zool. Station zu Neapel.* T. 10. 1893.
48. HJORT. — Beitrag zur Keimblätterlehre und Entwicklungsmechanik der Ascidienknospung. — *Anat. Anz.* T. 10. 1894.
49. HJORT UND FRIL. BONNEVIE. — Ueber die Knospung von *Distaplia magnilarva*. — *Anat. Anz.* T. 10. 1895.
50. JOURDAIN. — Sur les Ascidies composées de la tribu des *Diplosomidæ*. — *C. R.* T. 100. 1885.
51. KROHN. — Ueber die früheste Bildung der Botryllusstöcke. — *Arch. für Naturg.* T. 35, I, 1869.

52. KNOIL. Ueber die Blutkörperchen bei wirbellosen Thieren. — *Sitzb. K. K. Ak. W. Wien. M. N. Kl.* T. 102. 3^e Abth. 1893.
53. KOROTNEFF. — Tunicatenstudien. — *Mitth. a. d. zool. Stat. z. Neapel.* T. 11. 1894.
54. KOROTNEFF. — Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insecten. — *Biol. Centralbl.* T. 12. 1892.
55. KORSCHULT. — Ueber *Ophryotrocha puerilis* etc., — *Zeitsch. f. wiss. Zool.* T. 57. 1894.
56. KOWALEWSKY. — Weitere Studien über die Entw. der einf. Ascidien. — *Arch. für mikr. Anat.* T. 7. 1871.
57. KOVALEVSKY. — Sur le bourgeonnement de *Perophora Listeri* (En russe 1870); trad. p. GIARD. — *Rev. sc. nat. Montpellier.* T. 3. 1874.
58. KOWALEWSKY. — Ueber die Knospung der Ascidien. — *Arch. für mikr Anat.* T. 10. 1874.
59. KOWALEWSKY. — Beiträge zur Kenntniss der nachembryonalen Entw. der Musciden. — *Zeitsch. für wiss. Zoologie.* T. 45. 1888.
60. KOWALEWSKY. — Einige Beiträge zur Bildung des Mantels der Ascidien. — *Mém. Ac. Sc. St-Petersb.* T. 28. 1892.
61. KRÆPELIN. — Die deutschen Süßwasserbryozoen. — *Abh. d. naturw. Vereins, Hamburg*, [cité d'après Korschelt et Heider (41)]. Vol. 10 et 12. 1887 et 1892.
62. LACHMANN. — In *Verhandlungen des naturhistorischen Vereines der Rheinlande*, T. 16, p. 92.
63. LAHILLE. — Recherches sur les Tuniciers. 1890.
64. A. LANG. — Ueber die Knospung bei Hydra und einigen Hydroïdpolypen. — *Zeitsch. f. wiss. Zool.* T. 54. 1892.
65. LEYDIG. — Zur Anat. von *Piscicola geometrica* etc., — *Zeitsch. f. wiss. Zool.* T. 1. 1849.
66. LISTER. — Some observations on the structur and functions of tubular and cellular polypi and of ascidiæ. *Phil. Transact.* 1834. p. 4.

67. LO BIANCO. — Notizie biologiche riguardante specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. — *Mitth. a. d. zool. Stat. z. Neapel.* T. 8. 1888.
68. LOËB. — Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. II (Organbildung und Wachsthum), 1892.
69. LOOS. — Ueber die Betheiligung der Leukocyten an dem Zerfall der Gewebe etc. — *Habilitationschrift.* — Leipzig 1889.
70. MAAS. — Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Cornacuspöngien. — *Zool. Jahrb. — Abth. für Anat.* T. 7. 1893.
71. MALAQUIN. — Recherches sur les Syllidiens. Lille, 1893.
72. MAURICE. — Étude monographique d'une ascidie composée (*Fragaroides aurantiacum*). — *Arch. de Biologie.* T. 8. 1888.
73. METSCHNIKOFF. — Ueber die Larven und Knospen von Botryllus. — *Bull. Ac. Sc. St-Petersb.* T. 13. 1869.
74. METSCHNIKOFF. — Embryonalentwicklung der einfachen Ascidien. — *ibid.* T. 13, 1869.
75. METSCHNIKOFF. — Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Thieren. — *Arch. d. zool. Inst. d. Univ. Wien., etc.* T. 5, 1883.
76. METCHNIKOFF. — La phagocytose musculaire. — *Ann. Inst. Pasteur*, T. 6, 1892.
77. H. MILNE EDWARDS. — Observations sur les Ascidies composées des côtes de la Manche. — *Mém. de l'Acad. des Sciences*, T. 18, 1842.
78. P. MINGAZZINI. — Sulla rigenerazione nei Tunicati. — *Bollett. d. Società di Natural. Napoli*, (I) T. 5, 1891.
79. P. MINGAZZINI. — Corpi lutei veri e falsi dei rettili. — *Ric. fat. nel Lab. Anat. Roma*, T. 3, 1893.
80. NÖLDEKE. — Die Metamorphose des Süßwasserschwammes. — *Zool. Jahrb. — Abth. für Anat.*, T. 8, 1894.
81. NUSSBAUM. — Zur Differenzierung des Geschlechts im Thierreich. — *Arch. f. mikr. Anat.*, T. 18, 1880.

82. OKA. — Die periodische Regeneration der oberen Körperhälfte bei den Diplosomiden. — *Biol. Centralbl.*, T. 12, 1892.
83. OKA. — Ueber die Knospung der Botrylliden. — *Zeitsch. für wiss. Zool.*, T. 54, 1892.
84. PFLÜGER. — Ueber die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen, 1863.
85. PIZON. — Sur la blastogénèse chez la larve d'*Astellium spongiforme*. — *C.R.*, T. 112, 1891.
86. PIZON. — Développement de l'organe vibratile chez les Ascidies composées. — *C.R.*, T. 114, 1892.
- 86 bis. PIZON. — Observ. sur le développ. des bourgeons de *Circinalium Concrescens* et d'*Amarœcium proliferum*. — Bull. des Sc. Nat. de l'Ouest, 1892.
87. PIZON. — Histoire de la blastogénèse chez les Botryllidæ. — *Ann. Sc. Nat., Zool.* (7), T. 14, 1893.
88. PIZON. — Évolution des éléments sexuels chez les Ascidies composées. — *C.R.*, T. 119, 1894.
89. PIZON. — Évolution du système nerveux et de l'organe vibratile chez les larves des Ascidies composées. — *C. R.* T. 120, 1895.
90. PROUHO. — Sur la larve de *Frustrilla hispida*. — *Arch. Zool. Exp.* (2). T. 8, 1890.
91. VAN REES. — Beiträge zur Kenntniss der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. — *Zool. Jahrb. — Abth. f. Anat.*, T. 3. 1888.
92. RITTER. — On budding in *Goodsiria* and *Perophora*. — *Anat. Anz.*, T. 10, 1895.
93. RUGE. — Vorgänge am Eifollikel der Wirbelthiere. — *Morph. Jahrb.* T. 15. 1889.
94. RUSSO. — Ricerche sulla distruzione e sul rinnovamento del parenchimo ovarico nelle Ophiureæ. — *Zool. Anz.*, T. 14, 1891.
95. SALENSKY. — Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen — *Zool. Jahrb. — Abth. für Anat.*, T. 11. 1890.

96. SALENSKY. — Ueber die Thätigkeit der Kalymnoeyten (Testazellen) bei der Entwicklung einiger Synascidien. — *Festsch. z. 70ⁿ Geburtstage R. Leuckart's*, 1892.
97. SALENSKY. — Ueber die Entstehung der Metagenesis bei den Tunicaten. — *Biol. Centralbl.* T. 13, 1893.
98. SALENSKY. — Morphologische Studien an Tunicaten, I, II. — *Morph. Jahrb.* T. 20. 1893.
99. SALENSKY. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien I, II, — *Mitth. zool. Stat. Neapel.* T. 11. 1894, 1895.
100. O. SCHMIDT. — Spongien des Adriatischen-Meeres. 1862.
101. A. SCHNEIDER. — Das Ei und seine Befruchtung, 1883.
102. SCHOTTLÄNDER. — Ueber den Graaf'schen Follikel, seine Entstehung etc., — *Arch. f. mikr. Anat.* T. 41, 1893.
103. F. E. SCHULZE. — Unters. über den Bau und die Entwicklung der Spongien. — *Zeitsch für wiss. Zool.* T. 29. 1877.
104. SEELIGER. — Eibildung und Knospung von *Clavelina lepadiformis*. — *Sitzungsb. K. K. Ak. d. Wiss. Wien. M. N. Kl.* T. 85. 1882.
105. SEELIGER. — Die Entwicklung der socialen Ascidien. — *Jenaische Zeitsch. für Naturw.* T. 18. 1884.
106. SEELIGER. — Die ungeschlechtliche Vermehrung der Endoprocten Bryozoen. — *Zeitsch. für wiss. Zool.* T. 49. 1890.
107. SEELIGER. — Ueber die Entstehung des peribranchialen Raumes bei den Embryonen der Ascidien. — *Ibid.* T. 56. 1893.
108. SEELIGER. — Ueber das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung der Cœlenteraten. — *Ibid.* T. 58. 1894.
109. MISS SHELDON. — Notes on the ciliated pit in ascidians etc... — *Quart. Journ. micr. Sc.* ; N. S. T. 28. 1887.
110. SLAVJANSKY. — Recherches sur la régression des follicules de Graaf chez la femme. — *Archives de physiologie*, 1874. (Cité d'après Schottländer etc.).

111. TETTENHAMER. — Ueber die Entstehung der acidophilen Leukocytengranula aus degenerirender Kernsubstanz. — *Anat. Anz* T. 8, 1893.
112. TOPSENT. — Sur les gemmules de quelques silicisponges marines. — *C.R.* T. 106, 1888.
113. ULJANIN. — Doliolum. — *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*. 10^e Monog. 1884.
114. ULJANIN. — Bemerkungen über die Synascidiengattung. *Distaplia*. — *Zool. Anz*. T. 8, 1885.
115. DE LA VALETTE ST-GEORGES. — Ueber die Genese der Samenkörper. — *Arch. für mikr Anat.* T. 10, 1874.
116. WILLEY. — Studies on the Protochordata I, II. — *Quart. Jour. of micr. Science*. T. 34 et 35, 1893.
117. H. V. WILSON. — Observations on the gemmule and egg — development of marine sponges. — *Journal of morphology*. T. 9. 1894.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

Régression des produits génitaux dans le post-abdomen
des Aplidiens

Fig. 1. — Un groupe d'ovules de *Circinalium conerescens* avec dégénérescence (liquide de FLEMMING, safranine) ; à la partie inférieure, un des ovules est en régression avancée. Gr. = 575.

m, cellules mésenchymateuses ; *b*, balles chromatiques.

Fig. 2. — Ovule de *Circinalium* en dégénérescence (liquide de FLEMMING, safranine). *Gr.* = 575.

v. g., vésicule germinative altérée et rejetée à la périphérie ; *gr*, globules graisseux.

Fig. 3. — Ovules de *Glossophorum luteum* extraits d'un ovaire en dégénérescence ; l'ovule supérieur de la figure est en régression avancée ; on y voit les divers stades de la chromatolyse des cellules folliculaires, qui se groupent et se transforment en amas fortement colorés ; le vitellus est en partie résorbé, en partie transformé en une substance également très chromophile (*v*). *Gr.* = 575.

Fig. 4. — Quelques cellules folliculaires de l'ovule dégénéré de la figure précédente. *Gr.* = 1520.

Fig. 5. — *Circinalium conrescens* : cellules phagocytaires avec inclusions homogènes brunes, que l'on rencontre au voisinage des ovules en dégénérescence (liquide de FLEMMING, safranine). *Gr.* = 575.

Fig. 6. — Une portion de la périphérie d'une ampoule testiculaire normale de *Circinalium conrescens*. *Gr.* = 575.

p, épithélium pariétal ; *sp*, spermatoblastes.

Fig. 7. — Quelques cellules spermatiques fortement grossies. *Gr.* = 1520.

Fig. 8. — Ampoule testiculaire avec accumulation périphérique de matières graisseuses *gr* (liquide de FLEMMING), *Gr.* = 230.

Fig. 9. — Une portion voisine de la surface plus fortement grossie. *Gr.* = 575.

p, noyaux de l'épithélium pariétal ; *gr*, graisse ; *sp*, cellules spermatiques ; *γ*, globules graisseux.

Fig. 10. — Cellules spermatiques en dégénérescence ; le réseau chromatique du noyau disparaît, le protoplasma est remplacé par une abondante substance, homogène, chromophile dans laquelle se déposent des gouttelettes graisseuses *γ* (liquide de FLEMMING, safranine). *Gr.* = 1.520.

Fig. 11. — Ampoule testiculaire avec dégénérescence assez avancée des cellules spermatiques *sp*, qui forment de petits paquets fortement colorés, séparés par des espaces incolores, correspondant à la graisse (acide acétique cristallisable, carmin). *Gr.* = 230.

p, paroi épithéliale ; *sp*, cellules spermatiques.

Fig. 12. — Portion pariétale plus fortement grossie de l'ampoule précédente. *Gr.* = 575.

Fig. 13. — Quelques cellules spermatiques en dégénérescence (acide acétique cristallisable, carmin). *Gr.* = 1.520.

Fig. 14. — Restes d'une ampoule testiculaire enclavés dans le tissu de réserve. *Gr.* = 575.

sp, cellules spermatiques en dégénérescence ; *gr*, gouttelettes graisseuses du tissu de réserve.

Fig. 15. — Tissu de réserve de *Circinalium conrescens* (liquide de FLEMMING, safranine). *Gr.* = 360.

m, cellules mésenchymateuses ; *gr*, gouttelettes graisseuses.

PLANCHE II.

Distaplia rosea (Histolyse).

Fig. 17 — Éléments de la tunique de *Distaplia rosea*, d'après le vivant. *Gr.* = 400.

a, cellule vacuolaire ; *b*, cellules réfringentes homogènes amœboïdes (origine des cellules pigmentaires roses) ; *c*, une des cellules *b* se transformant en cellule pigmentaire, le protoplasma devient granuleux ; *d*, cellule pigmentaire brune (pigment dissous et quelques inclusions peut-être cristallines) ; *e*, cellules pigmentaires roses (pigment granuleux) ; *f*, corps sphérique à contenu granuleux régulièrement disposé ; *g*, id. avec inclusion de pigment rose ; *h*, une cellule mésenchymateuse amœboïde.

Fig. 18. — Éléments histolysés d'après le vivant. *Gr.* = 400.

a, paquet de cellules où l'on reconnaît encore le noyau ; *b-d*, la fusion des corps cellulaires est plus ou moins avancée.

r, fragments de pigment rose ; *v*, pigment verdâtre provenant du tube digestif.

Fig. 19. — Une portion de la paroi de l'estomac à l'état normal. *Gr.* = 575.

Fig. 20. — La même en histolyse. *Gr.* = 575.

Fig. 21. — Cellules provenant probablement de l'estomac, réunies en un paquet libre dans la tunique. *Gr.* = 575.

Fig. 22. — Une portion de l'épithélium rectal normal. *Gr.* = 575.
gi, coupe d'un canalicule de la glande intestinale.

Fig. 22 *a*. — Le même en histolyse. *Gr.* = 575.

Fig. 23. — Coupe d'un sinus trématique de la branchie à l'état normal. *Gr.* = 575.

Fig. 24. — Fibres musculaires normales. *Gr.* = 575.

Fig. 25. — Les mêmes en histolyse. *Gr.* = 575.

Fig. 26. — Cellules des trémas branchiaux en histolyse ; leurs protoplasmas se fondent en une masse granuleuse. *Gr.* = 575.

Fig. 28. — Corps sphériques, à contenu filamenteux, dans une jeune colonie, ne renfermant que deux individus développés. *Gr.* = 575.

a et *c*, montrent à l'intérieur des débris des cellules, dont on reconnaît encore les noyaux qui n'ont plus de réseau chromatique ; *b*, contient, à son intérieur, un fragment des pigments sensoriels de l'oozoïde.

Fig. 29. — Divers aspects de paquets en histolyse dans la tunique. *Gr.* = 575.

a, les cellules, dont le protoplasma est altéré, sont encore distinctes ; *b*, paquet à contenu filamenteux avec inclusions qui sont probablement des débris de cellules musculaires ; *c*, paquet filamenteux avec cellules encore visibles.

- Fig. 30. — Cellules à prolongements amiboïdes, avec inclusions homogènes ou filamenteuses, très nombreuses dans les régions où l'on trouve des paquets cellulaires en dégénérescence avancée. *Gr.* = 575.
- Fig. 31. — Corps à contenu granuleux régulier (fig. 17 *f, g*). *Gr.* = 575.
b, avec quelques cellules incluses ; *γ*, quelques granules à un plus fort grossissement. (*Gr.* = 1520).
- Fig. 32. — Une cellule mésenchymateuse avec inclusion provenant probablement d'une cellule musculaire. *Gr.* = 575.
- Fig. 33. — Coupe des tubes ectodermiques d'un ascidiozoïde avec amas en histolyse. *Gr.* = 230.
- Fig. 34. — Portion d'un tube ectodermique avec produits phagocytés *ph* ; *gr*, granules noircis par l'acide osmique (liquide de FLEMMING ; Safranine). *Gr.* = 575.
- Fig. 35. — Id. avec englobement d'une masse d'aspect vitellin (acide acétique, carmin). *Gr.* = 575.
- Fig. 36. — Une vésicule germinative libre dans la tunique. *Gr.* = 575.
n, cellule mésenchymateuse accolée ; *v*, nucléole.
- Fig. 37. — Fragments de vitellus provenant d'un ovule, libres dans la tunique. *Gr.* = 575.

PLANCHE III.

- Fig. 38. — Un individu de *Distaplia rosea*, au début de la dégénérescence ; le tube digestif est encore intact. *Gr.* = 20.
c, cœur ; *m*, muscles en dégénérescence ; *p*, paquets formés par l'histolyse de la branchie.
- Fig. 39. — Un fragment de l'estomac d'un individu de *Circinalium conrescens* en histolyse ; les cellules s'isolent et les noyaux subissent une chromatolyse. *Gr.* = 575.

Fig. 40. — *Circinalium conrescens*. Production de cellulose sur l'emplacement d'un post-abdomen qui s'est rétracté dans les stolons du cormus ; la cellulose nouvellement formée est moins compacte ; la limite avec l'ancienne est bien marquée par la différence de coloration et la disposition circulaire des cellules. Gr. = 360.

n, débris cellulaires histolysés provenant du post-abdomen rétracté.

Fig. 41. — *Circinalium conrescens*. Gr. = 575.

a, cellule de la tunique à contenu granuleux noircissant par l'acide osmique.

b, cellule de la tunique avec inclusions.

c, cellule pigmentaire blanche à contenu granuleux, de la cavité générale.

Fig. 42. — *Diplosoma gelatinosum*. Débris en histolyse provenant de la dégénérescence d'un thorax ; les noyaux subissent la chromatolyse ; les débris tendent à se grouper dans des vacuoles ; de place en place, quelques noyaux de cellules mésenchymateuses *m* de la tunique, émigrant dans cette région. Gr. = 575.

c v, cellules vacuolaires de la tunique.

Fig. 43. — Stade plus avancé de cette dégénérescence ; on ne distingue plus que quelques noyaux ; les débris sont groupés dans des vacuoles, en masses d'où toute structure a disparu. Entre les vacuoles, noyaux non altérés appartenant à des cellules mésenchymateuses migratrices. Gr. = 575.

Fig. 44-46. — 3 coupes dans un jeune bourgeon de *Glossophorum luteum*. Gr. = 80.

44. — Au-dessous de la future région branchiale ; la paroi ventrale de l'épicarde est épaissie et présente trois replis ; un médian, deux latéraux.

45. — Au niveau où le repli médian va rejoindre la paroi dorsale de l'épicarde et le diviser en deux tubes.

46. — Vers le sommet du bourgeon.

g, organes génitaux ; *pb*, cavité péribranchiale ; *ep*, cavité épicaudique ; *ov*, tube dorsal (ébauche de l'organe vibratile) ; *b*, cavité branchiale.

PLANCHE IV.

Fig. 47. — Un post-abdomen de *Glossophorum* en voie de bourgeonnement. *Gr.* = 20.

Fig. 48. — Une série de bourgeons de *Glossophorum* résultant du tronçonnement d'un post-abdomen. *Gr.* = 20.

Fig. 49. — Bourgeon de *Distaplia magnilarva*, correspondant au stade auquel sont figurés les organes génitaux dans les fig. 50 et 51 ; les deux traits, à gauche de cette figure, donnent les tailles réelles de ce bourgeon et d'un individu adulte. *Gr.* = 20.

t, tube digestif ; *t. ec*, tubes ectodermiques ; *g*, organes génitaux ; *end*, endostyle.

Fig. 50. — Organes génitaux d'un bourgeon de *Distaplia magnilarva* (au stade de la fig. 49), dans un cormus mâle ; les ampoules testiculaires sont bien développées ; on distingue seulement quelques ovules *ov* petits et en partie en régression *rg*. *Gr.* = 115.

Fig. 51. — Organes génitaux d'un bourgeon de même taille dans un cormus femelle ; l'ovaire est très développé ; il n'y a plus de testicule. *Gr.* = 115.

Fig. 52. — Cellules bleuissantes de *Botrylloides cyanescens*. *Gr.* =

Fig. 53. — Cellules mésenchymateuses de la cavité générale de *Diplosoma gelatinosum*.

a, avec protoplasma granuleux, abondantes au voisinage de l'intestin ; *b*, à protoplasma restreint. *Gr.* = 575.

Fig. 54. — *Distaplia rosea* ; cellules du testa au moment du développement de la tunique ; le noyau ne présente plus de réseau chromatique. *Gr.* = 575.

Fig. 55-58. — *Distaplia rosea*. Développement de l'une des deux invaginations ectodermiques, donnant la cavité péribranchiale. *Gr.* = 360.

55. — Début de l'invagination.

56. — La même plus avancée.

57. — Début de la 1^{re} fente branchiale.

58. — 1^{re} fente branchiale formée.

ec, ectoderme ; *end*, endoderme ; *fb*, fente branchiale ; *pb*, cavité péribranchiale ; *cm*, couche conjonctivo-musculaire ; *t*, cellule émigrant dans la tunique.

Fig. 59. — Coupe transversale d'une larve de *Glossophorum luteum*, montrant la formation de la cavité péribranchiale *pb*. La coupe passe exactement par l'invagination péribranchiale droite. *Gr.* = 230.

ec, ectoderme ; *b*, cavité branchiale ; *pb*, cavité péribranchiale ; *d*, tube dorsal ; *gv*, ganglion viscéral.

Fig. 60. — Deux coupes d'un stade jeune du développement du système nerveux de *Distaplia rosea* avant la différenciation des organes sensoriels. *Gr.* = 360.

60 *a*. — Coupe dans la région antérieure dilatée qui deviendra la vésicule sensorielle.

60 *b*. — Coupe dans la région postérieure.

Fig. 61. — 3 coupes d'un stade plus avancé du développement du système nerveux de *Distaplia rosea*. *Gr.* = 360.

61 *a*. — Coupe dans la vésicule cérébrale.

ot, début de l'otolithe ; *oc*, début de l'œil ; *td*, début de la différenciation du tube dorsal.

61 *b*. — Coupe derrière la vésicule cérébrale ; la paroi ventrale du système nerveux s'épaissit pour former le ganglion viscéral ; la lumière du tube *td* est rejetée dorsalement et légèrement sur le côté.

61 *c*. — Coupe en arrière du ganglion viscéral.

Fig. 62. — Vue d'ensemble d'un individu de *Diplosoma gelatinosum*, avec un bourgeon thoracique et un bourgeon abdominal. *Gr.* =

r, rectum du parent ; *æs*, œsophage du parent ; *tep*, tubes épicaudiques se prolongeant dans le bourgeon abdominal ; *ad*, anse digestive du bourgeon abdominal ; *m*, amas de cellules mésenchymateuses ; *γ*, cœur ; *ρ*, rectum ; *αις*, œsophage ; *ενδ*, endostyle ; *οβ*, orifice buccal ; *σν*, système nerveux du bourgeon thoracique :

PLANCHE V.

Lettres communes à toutes les figures :

<i>b</i> , cavité branchiale ;	<i>nc</i> , système nerveux caudal ;
<i>ch</i> , chorde ;	<i>oc</i> , œil ;
<i>end</i> , endoderme ;	<i>ot</i> , otolithe ;
<i>evδ</i> , endostyle ;	<i>pb</i> , cavité péribranchiale ;
<i>ep</i> , partie épithéliale de la vésicule cérébrale devenant le tube dorsal, <i>td</i> ;	<i>pv</i> , pavillon vibratile ;
<i>fb</i> , fentes branchiales ;	<i>q</i> , queue ;
<i>gn</i> , ganglion nerveux ;	<i>r</i> , rectum ;
<i>gv</i> , ganglion viscéral ;	<i>sb</i> , siphon buccal ;
<i>l</i> , lentilles ;	<i>sc</i> , siphon cloacal ;
	<i>t</i> , tunique ;
	<i>vc</i> , vésicule cérébrale.

Fig. 63-70. — Développement du système nerveux de la larve de
Circinalium conrescens. Gr. = 360.

1^{re} Stade, 63 *a*. — Coupe à hauteur de la vésicule cérébrale ;

63 *b*. — Coupe à hauteur du ganglion viscéral.

2^e Stade, 64 *a, b*. — Coupe à hauteur de la vésicule cérébrale.

64 *c*. — Coupe derrière la vésicule cérébrale.

3^e Stade, 65 *a*. — Coupe en avant de la vésicule cérébrale.

65 *b, c*. — Coupe rencontrant la vésicule cérébrale.

4^e Stade, 66 *a*. — Coupe en avant de la vésicule cérébrale (appa-
rition du ganglion définitif).

66 *b*. — Coupe à hauteur de la vésicule cérébrale.

66 *c*. — Coupe passant par l'extrémité postérieure de la
vésicule cérébrale.

5^e Stade, 67 *a*. — Coupe en avant de la vésicule cérébrale.

67 *b*. — Coupe à hauteur de la vésicule cérébrale.

68-69. — Deux coupes de deux vésicules cérébrales au
même stade ; la substance ponctuée apparaît dans le
ganglion.

70. — Coupe d'une larve au stade V, dans la région postérieure.

Fig. 71. — Coupe longitudinale du système nerveux au stade V.
Gr. = 230.

Fig. 72. — Coupe, à hauteur du siphon cloacal, d'un bourgeon de
Circinalium conrescens. *Gr.* = 115.

PLANCHE VI.

Blastogénèse de *Diplosoma gelatinosum*.

Lettres communes à toutes les figures :

<i>ad</i> ,	anse digestive ;	<i>gn</i> ,	ganglion nerveux ;
<i>b</i> ,	cavité branchiale ;	<i>n</i> ,	noyau des cellules pigmentées ;
<i>b. th</i> ,	bourgeon thoracique ;	<i>pb</i> ,	cavité péribranchiale ;
<i>c</i> ,	cœur du progéniteur ;	<i>r</i> ,	rectum du progéniteur ;
<i>γ</i> ,	cœur du bourgeon ;	<i>ρ</i> ,	rectum du bourgeon ;
<i>ec</i> ,	ectoderme ;	<i>td</i> ,	tube dorsal ;
<i>end</i> ,	endostyle ;	<i>t. ep</i> ,	tube épicaudique ;
<i>evd</i> ,	endostyle en dégénérescence ;	<i>t. ep. g</i> ,	tube épicaudique gauche ;
<i>est</i> ,	estomac ;	<i>τεπ</i> ,	passage du tube épicaudique du
<i>gi</i> ,	glande intestinale ;		progéniteur dans le bourgeon.

Fig. 73 *a, c*. — 3 coupes montrant le début de la formation du
bourgeon thoracique. *Gr.* = 360.

Fig. 74 *a, c*. — Coupes dans un bourgeon thoracique au moment de
la formation du tube dorsal. *Gr.* = 80.

Fig. 74 *d*. — Partie de 74 *b*, fortement grossie, montrant le tube
dorsal, se perdant dans le tube épicaudique gauche.
Gr. = 575.

Fig. 75. — Naissance du ganglion nerveux, par épaississement de
la paroi dorsale du tube dorsal. *Gr.* = 575.

Fig. 76-77. — Développement du cœur dans le bourgeon abdominal.
Gr. = 230.

76 *a, b*. — Les deux tubes épicaudiques sont soudés par leur
extrémité (76 *b*).

77 *a—c*. — La vésicule cardiaque, formée par l'extrémité des deux
tubes épicaudiques, vient de se détacher.

- Fig. 78 *a — d.* — Coupes montrant les relations du bourgeon abdominal avec le parent. *Gr.* = 80.
- Fig. 78 *e.* — De l'œsophage du progéniteur se détache l'anse digestive du bourgeon abdominal (fig. 78 *b*, plus fortement grossie). *Gr.* = 360.
- Fig. 79. — Cellules pigmentaires de l'ectoderme de *Diplosoma gelatinosum*. *Gr.* = 1.
- Fig. 80. — Coupe du thorax d'un individu montrant accolé un thorax en dégénérescence où on reconnaît encore quelques organes. *Gr.* = 1.
- Fig. 81. — Coupe à hauteur de la région viscérale dans *Leptoclinum gelatinosum*. *Gr.* = 80.

PLANCHE VII.

Régénération dans *Circinalium conrescens*.

Lettres communes à toutes les figures :

<i>ad</i> , anse digestive ;	<i>ob</i> , orifice buccal ;
<i>cb</i> , cavité branchiale ;	<i>oc</i> , orifice cloacal ;
<i>cd</i> , canal déférent ;	<i>œs</i> , œsophage ;
<i>cg</i> , cellules génitales ;	<i>ov</i> , ovaire ;
<i>cm</i> , couche conjonctivo-musculaire ;	<i>r</i> , rectum ;
<i>cpb</i> , cavité péribranchiale ;	<i>sp</i> , spermatozoïdes ;
<i>ec</i> , ectoderme ;	<i>td</i> , tube dorsal ;
<i>end</i> , endostyle ;	<i>τ 3</i> , portion non amputée du tube digestif ;
<i>ep</i> , épicarde ;	<i>t.ep.d</i> , tube épocardique droit ;
<i>f</i> , cellules folliculeuses ;	<i>t.ep.g</i> , tube épocardique gauche ;
<i>gi</i> , glande intestinale ;	<i>v</i> , face ventrale de l'épicarde ;
<i>gn</i> , ganglion nerveux ;	<i>vg</i> , vésicule germinative ;
<i>m</i> , cellules mésenchymateuses ;	<i>vs</i> , vésicule spermatique ;
<i>n</i> , noyaux des cellules spermatiques en dégénérescence ;	<i>vt</i> , vitellus.

- Fig. 82. — Début de régénération d'un individu coupé à hauteur du post-abdomen. *Gr.* = 40.
- Fig. 83. — Régénération d'un individu coupé au-dessous de l'estomac. *Gr.* = 40.

- Fig. 84. — Régénération plus avancée d'un cas analogue. *Gr.* = 40.
- Fig. 85. — Régénération avancée d'un individu coupé à hauteur du post-abdomen. *Gr.* = 40.
- Fig. 86. — Régénération d'un individu coupé à hauteur de la branchie. *Gr.* = 40.
- Fig. 87. — Coupe de l'épicarde, au début de la régénération; épaissement de la face ventrale et repli médian. *Gr.* = 80.
- Fig. 88. — Coupe de l'épicarde à un stade plus avancé (division en deux tubes, et origine du tube dorsal *td*). *Gr.* = 230.
- Fig. 89. — Coupe sub-longitudinale d'un individu en régénération, montrant la formation du nouvel œsophage, allant se souder au tube digestif ancien. *Gr.* = 40.
- Fig. 90. — Coupe légèrement oblique d'une chambre branchiale en régénération, montrant la formation du ganglion. *Gr.* = 40.
- Fig. 90 α . — Le tube dorsal et l'ébauche du ganglion dans la figure précédente, fortement grossis. *Gr.* = 575.
- Fig. 91. — Coupe dans le post-abdomen d'un individu mutilé. *Gr.* = 40.
- Fig. 92. — Une ampoule testiculaire d'un individu mutilé, en dégénérescence. *Gr.* = 360.
- Fig. 93. — Diverses cellules spermatiques en dégénérescence. *Gr.* = 1520.
- Fig. 94. — Les cellules génitales en régénération *cg* de la fig. 91, à un fort grossissement. *Gr.* = 555.
- Fig. 95. — Coupe d'un ovule provenant d'un individu amputé: le vitellus est désagrégé, et les cellules folliculaires y pénètrent. *Gr.* = 575.
- Fig. 96. — Fragment d'un ovule en dégénérescence très avancée.
- Fig. 97 *a, i*. — Cellules amœboïdes dans la tunique d'un cormus mutilé avec inclusions de cellules en dégénérescence, (et peut-être de spermatozoïdes, fig. 97 *e*). *Gr.* = 575.
-

TABLE.

	Pages.
INTRODUCTION.....	1
PREMIÈRE PARTIE.....	5
Chapitre I. — LISTE DES ASCIDIES COMPOSÉES DU BOULONNAIS.....	5
Chapitre II. — ÉTUDE DES PHÉNOMÈNES D'HIVERNAGE.....	14
§ 1. Historique.....	14
§ 2. Étude des diverses familles d'ascidies composées.....	16
§ 3. Conclusions.....	28
Chapitre III. — ÉTUDE DE QUELQUES PHÉNOMÈNES D'HISTOLYSE.....	32
I. — Historique.....	32
II. — Étude de l'histolyse dans <i>Distaplia rosea</i>	37
§ 1. Historique.....	37
§ 2. Éléments histologiques de l'oozoïde.....	39
§ 3. Fixation du tétard et métamorphose.....	42
§ 4. Histolyse dans les colonies âgées.....	44
§ 5. Conclusions.....	56
§ 6. Appendice.....	57
III. — Histolyse dans d'autres ascidies composées.....	59
IV. — Histolyse dans le post-abdomen des <i>Polycliniadæ</i>	65
V. — Conclusions générales relatives à l'histolyse.....	77
DEUXIÈME PARTIE.....	81
Chapitre I. — SUR QUELQUES POINTS DE LA MORPHOLOGIE DES LARVES ET DES BOURGEONS DES ASCIDIES COMPOSÉES.....	81
I. — Origine de la cavité péribranchiale de la larve.....	86
II. — Origine et rapports du système neuro-hypophysaire dans la larve et le bourgeon.....	90
III. — Sur la morphologie des bourgeons des <i>Didemniadæ</i>	101
Chapitre II. — PHÉNOMÈNES CONSÉCUTIFS A LA MUTILATION DE GORMUS DE <i>Circinalium conrescens</i>	112
I. — Phénomènes morphologiques.....	112
II. — Phénomènes d'histolyse.....	120
Chapitre III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LES RAPPORTS MORPHO- LOGIQUES DU DÉVELOPPEMENT PAR CEUFS ET PAR BOURGEONS.....	127
Index des ouvrages cités.....	137
Explication des planches.....	145

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTE :

GÉOLOGIE. — Terrains tertiaires de l'Auvergne, et leurs rapports avec ceux du bassin de Paris et de la vallée du Rhône.

BOTANIQUE. — Formation de l'œuf chez les Phanérogames.

Vu et approuvé :

Paris, le 7 Mai 1895.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

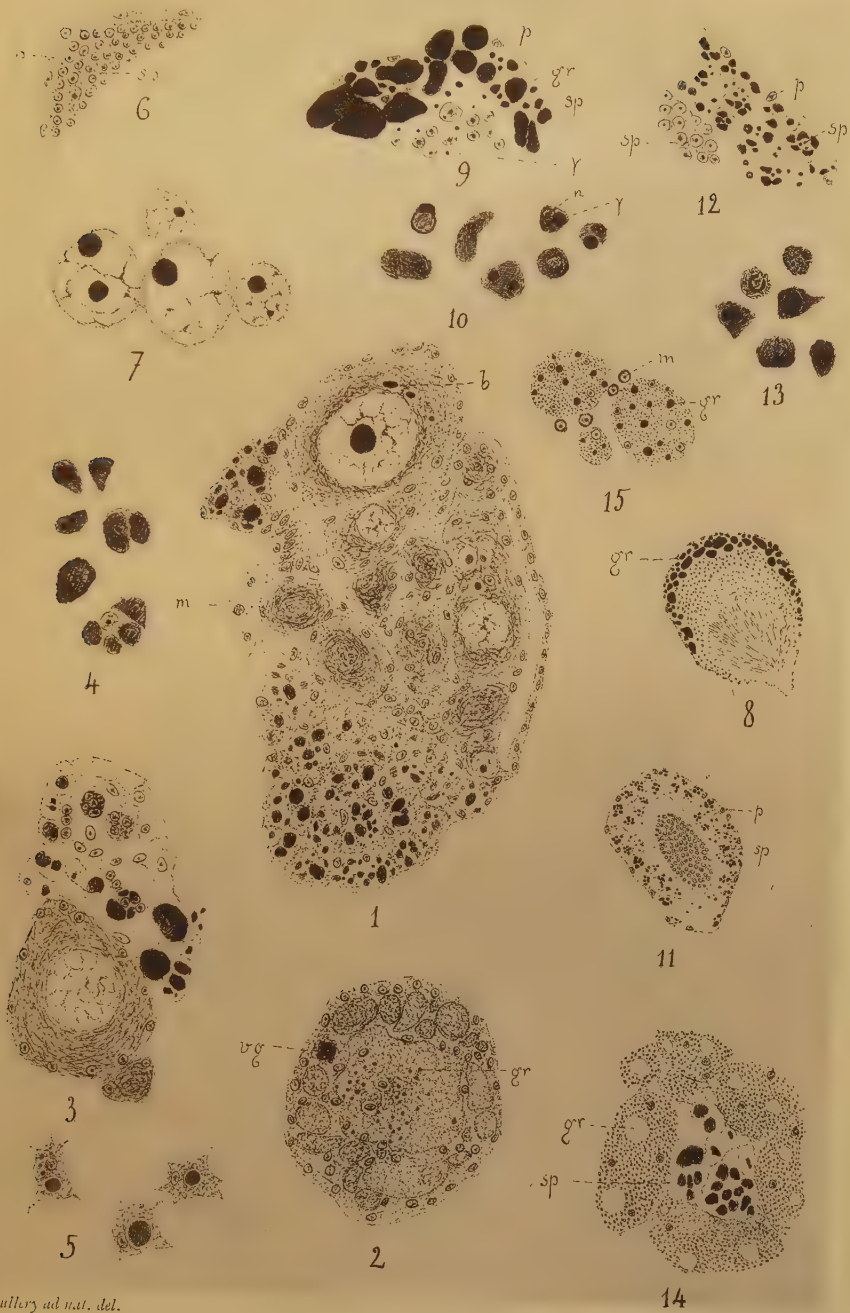
G. DARBOUX

Vu et permis d'imprimer :

Paris, le 7 Mai 1895.

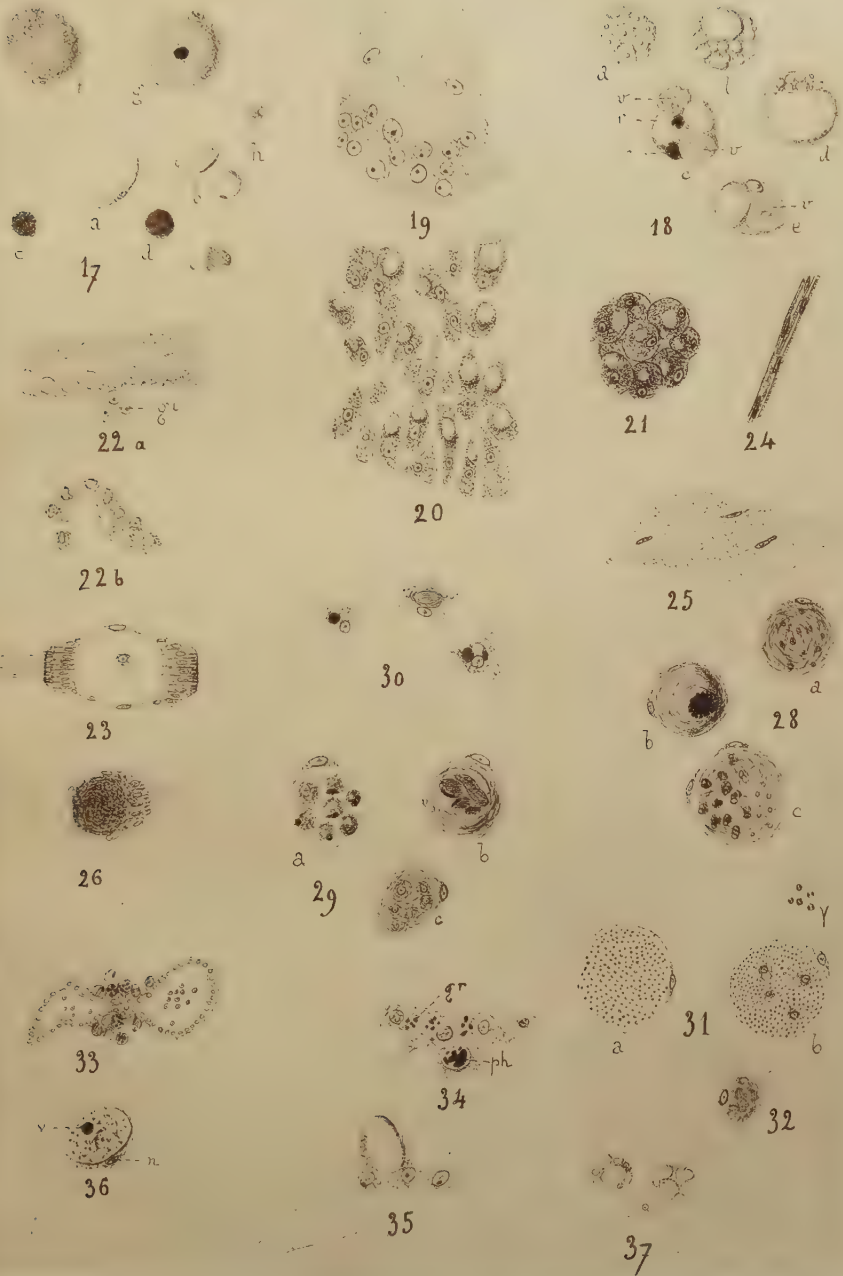
LE VICE-RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

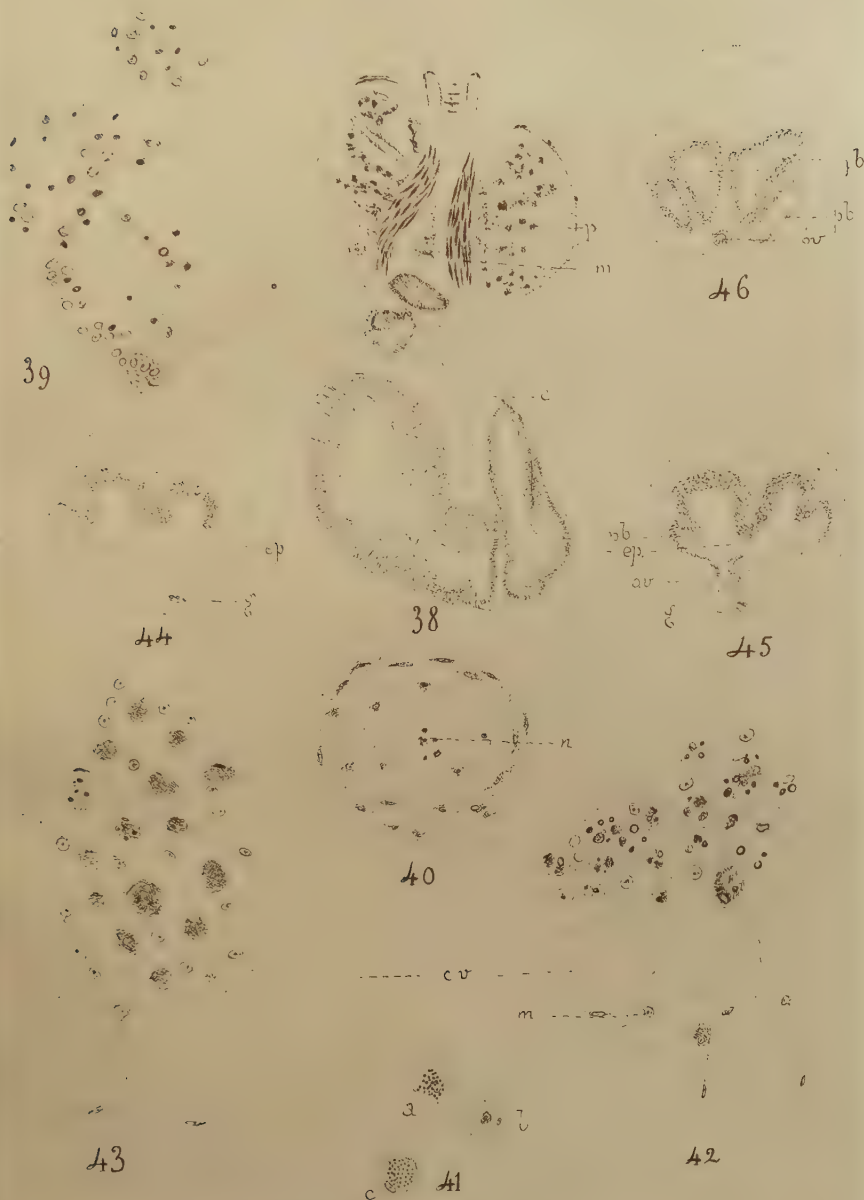
GRÉARD

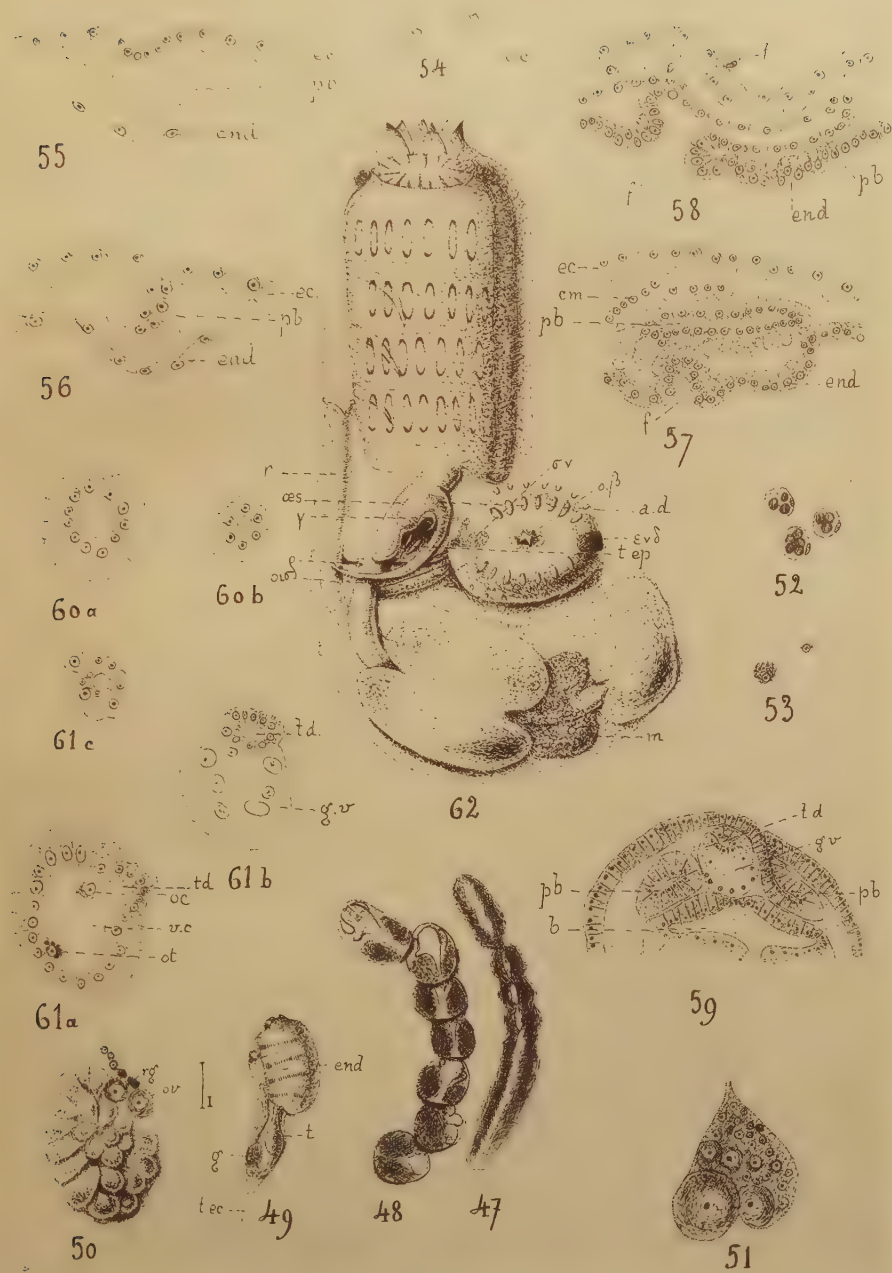


Gaullory ad nat. del.

Phototypie Berthaud, Paris.



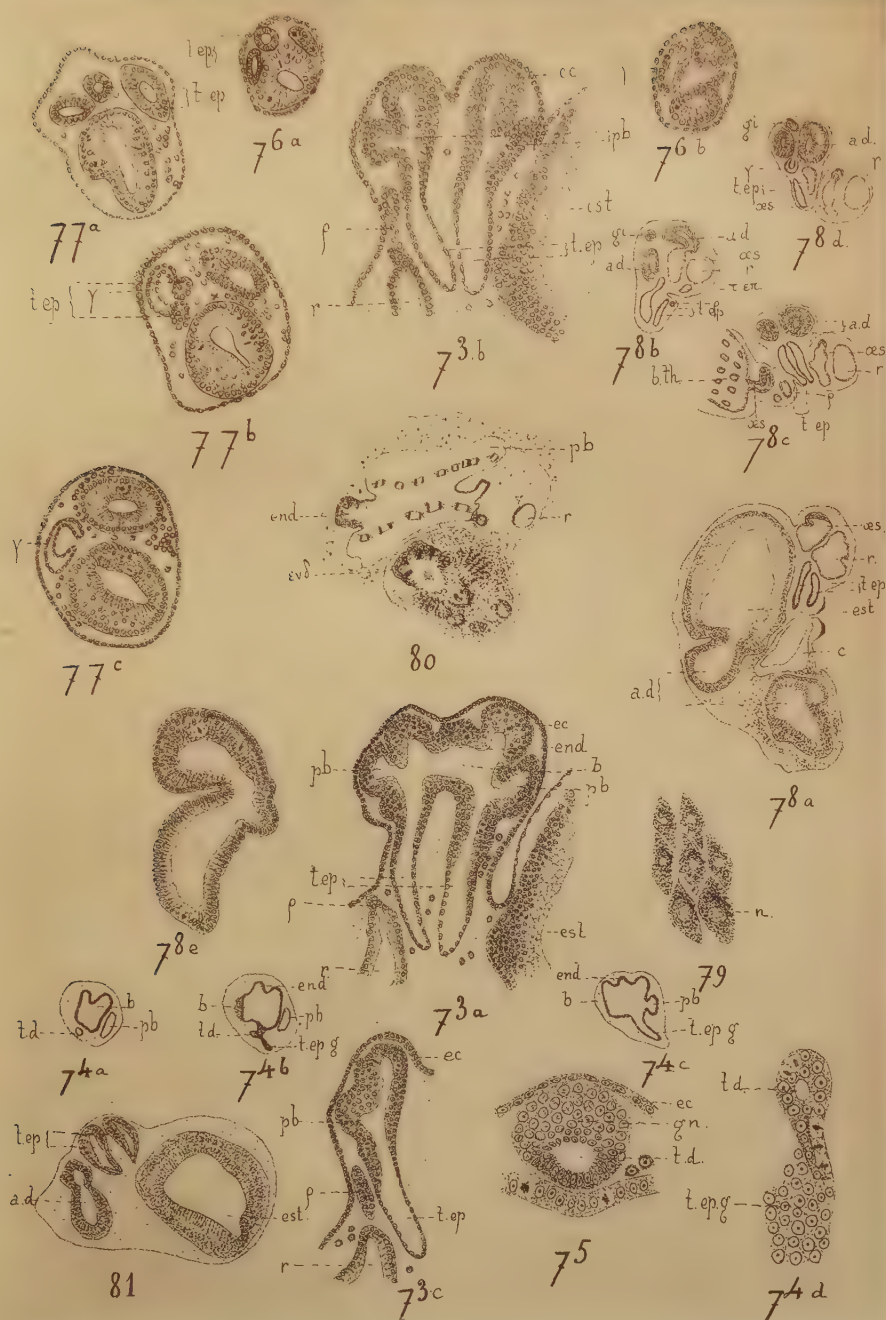




Caullery ad nat. del.

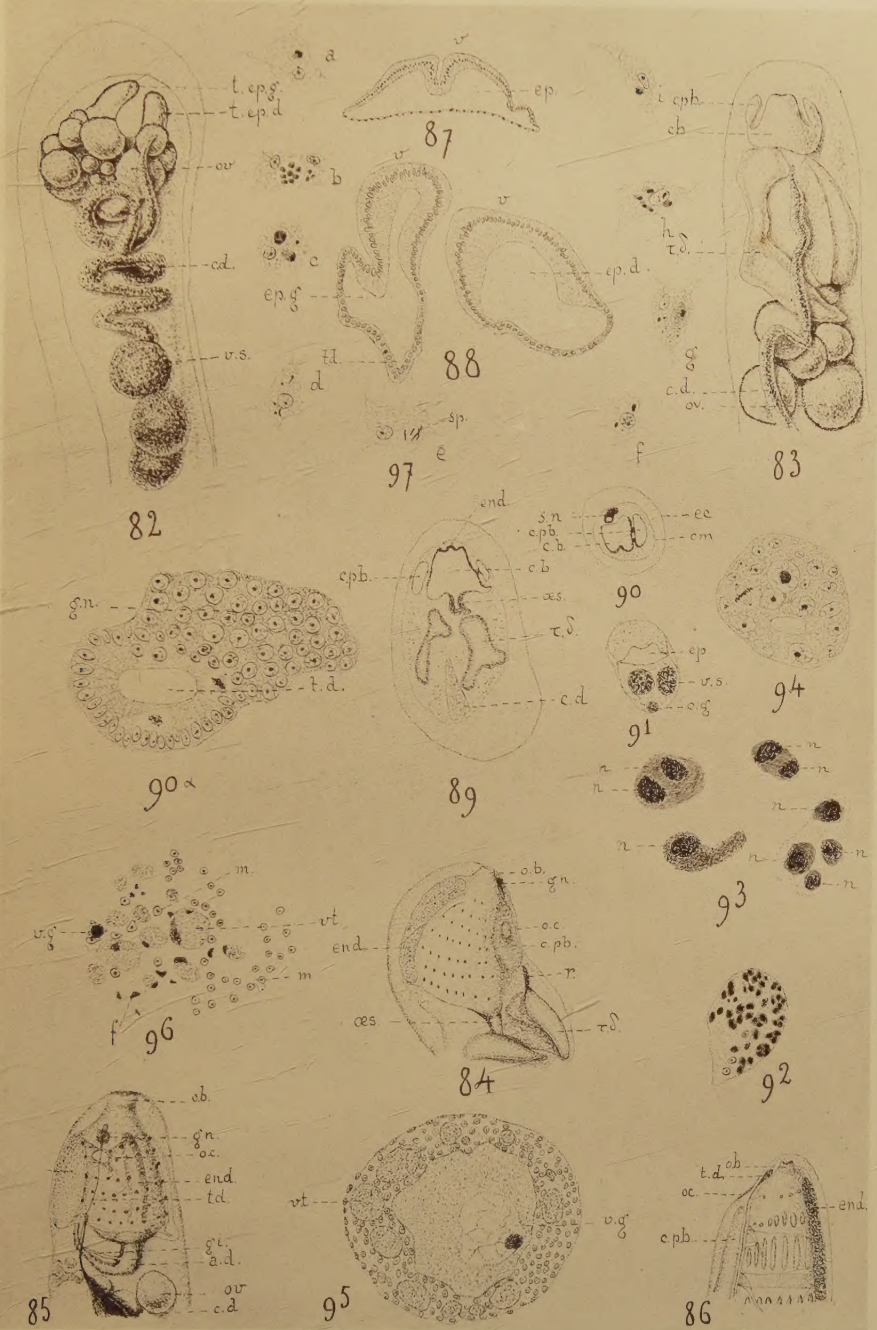
Phototypie Berthaud, Paris.





Caullery ad nat. del.

Phototypie Berthaud, Paris.



Caullery ad nat. del.

Phototypie Berthoud, Paris.

